植 物 分 类 学 报 44 (5): 559–588(2006) doi:10.1360/aps06044
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

入侵植物互花米草——生物学、生态学及管理

[1]王 卿 [2]安树青 [1]马志军 [1]赵 斌 [1]陈家宽 [1]李 博*
[1](复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 生物多样性科学研究所 上海 200433)
[2](南京大学生命科学学院, 湿地生态研究所 南京 210093)

Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management

[1]WANG Qing [2]AN Shu-Qing [1]MA Zhi-Jun [1]ZHAO Bin [1]CHEN Jia-Kuan [1]LI Bo*
[1](*Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University*, Shanghai 200433, China)
[2](*Institute of Wetland Ecology, School of Life Sciences, Nanjing University*, Nanjing 210093, China)

Abstract Smooth cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel., a perennial rhizomatous grass native to the Atlantic and Gulf coasts of North America, spreads rapidly in estuaries and coastal salt marshes in the Pacific coast of North America, Europe, New Zealand and China, and has caused considerable effects on the invaded regions. We here describe a comprehensive account of its biology and ecology, and discuss the management of this invasive plant. *S. alterniflora* was intentionally introduced to China in 1979 for the purposes of erosion check, soil melioration and dike protection. However, its rapid elongation rates, high leaf area indices, high photosynthetic rates, long photosynthetic season and clonal growth make *S. alterniflora* an aggressive competitor with native salt marsh plants in the coastal regions in China. The estimates made for the year 2002 show that *S. alterniflora* covered 112000 hectares throughout the eastern China, from Guangxi (21º N) to Tianjin (39º N), and is still spreading rapidly in the east coast of China. The successful invasion of *S. alterniflora* in non-native ranges is obviously the result of the interactions between its great invading ability and a high invasibility of the invaded ecosystems, which is further facilitated by human activities. On the basis of its population trend and potential impact on native ecosystems, *S. alterniflora* was officially placed on the list of most harmful invasive alien plants (nine species) in China in 2003. *S. alterniflora* invasions in the salt marshes have multiple effects on the abiotic and biotic properties and the functioning of the invaded ecosystems, including conversion of mudflats to *Spartina* meadows, loss of shorebirds' foraging habitats, alteration of ecosystem processes (e.g. carbon and nitrogen cycling), decrease in abundance of native species, degradation of native ecosystems and their functions, and considerable economic loss. It is predicted that the environmental changes driven by human activities in the coastal regions (e.g. eutrophication, sea level rise and saltwater intrusion) may favour its further invasions in coastal ecosystems in the future. Like other invasive species, it is quite difficult, expensive and even impossible to eradicate *S. alterniflora* once it has successfully invaded the coastal ecosystems. Obviously, further intentional introductions of *S. alterniflora* should be banned in China, and effective control

———————————

2006-03-20 收稿, 2006-05-22 收修改稿。
基金项目: 国家自然科学基金(30370235); 国家重点基础研究发展计划资助(2006CB403305); 上海市重大项目(04DZ19304, 05dz22327); 教育部项目(105063) (Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30370235; National Basic Research Program of China, Grant No. 2006CB403305; Science and Technology Commission of Shanghai, Grant No. 04DZ19304, 05dz22327; and Ministry of Education of China, Grant No. 105063)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: bool@fudan.edu.cn; Tel.: 021-65642178; Fax: 021-65642468)。

measures should be urgently taken, to minimize the negative impacts of *S. alterniflora* on native ecosystems in China.
Key words biological invasions, coastal salt marshes, control, ecological consequences, invasion mechanisms, management, smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*).

摘要 近20余年来，互花米草*Spartina alterniflora* Loisel.在我国沿海及河口滩涂快速扩散，已成为我国海岸盐沼中最重要的入侵植物。本文介绍了互花米草的形态学、繁殖生物学、生物系统学、分布及全球范围内的入侵途径和历史，探讨了互花米草与沿海滩涂非生物环境、生物环境之间的相互作用及人类活动在互花米草成功入侵中的作用，并得出如下结论：互花米草的成功入侵是在人类活动的影响下，其入侵力(互花米草自身的生物学特性)与入侵生境的可入侵性(滩涂环境对入侵的抵抗力)相互作用的结果，其入侵可能对被入侵地的自然环境、生物多样性、生态系统乃至经济生活带来一系列影响。最后，提出对互花米草的控制只能通过早期预测并保持监控、一旦发现便及时根除的方法来进行。同时，我国应加强立法与相关知识的普及，最大限度地降低互花米草乃至其他外来生物入侵的可能性。
关键词 生物入侵；海滨盐沼；控制；生态后果；入侵机制；管理；互花米草

生物入侵(biological invasions)作为全球变化的一个重要组成部分(Vitousek et al., 1996; Vitousek et al., 1997)，被认为是当前最棘手的三大环境问题之一(Sala et al., 2000)。外来物种的成功入侵，常常直接或间接地降低被入侵地的生物多样性，改变当地生态系统的结构与功能，并最终导致生态系统的退化与生态系统功能和服务的丧失(Mckinney & Lockwood, 1999)，严重威胁区域生态安全，也给全球的环境、经济甚至人类健康造成巨大的损失(Pimentel et al., 2000)。

河口湿地与沿海滩涂湿地是单位面积上生态服务价值最高的生态系统类型(Costanza et al., 1997)，但也是极易被外来生物入侵的一种生境类型(Grosholz, 2002)。互花米草*Spartina alterniflora* Loisel.原产于大西洋西海岸及墨西哥湾，由于人类有意引入或无意带入，现在已成为全球海岸盐沼生态系统中最成功的入侵植物之一。自上世纪70年代末以来，互花米草在我国广大的河口与沿海滩涂迅速引种，取得了一定的生态和经济效益，但也带来了一系列危害。目前，互花米草已成为我国沿海滩涂最重要的入侵植物。2003年初，国家环保总局公布了首批入侵我国的16种外来入侵种名单，互花米草作为唯一的海岸盐沼植物名列其中。对互花米草的研究，除了有助于对该物种的控制管理，还有助于人们认识植物成功入侵的一般机制，并为海滨盐沼入侵植物的控制管理提供经验与教训，因此，与互花米草相关的研究也成为近年来的一个研究热点。

本文根据国内外对互花米草的研究，重点分析其生物学特性、入侵机制、入侵后果及控制、管理等相关问题，旨在为我国互花米草的研究及其管理提供借鉴。

1 生物学与分布

1.1 形态学特征

互花米草*Spartina alterniflora* Loisel.(英文名为smooth cordgrass、Atlantic cordgrass或saltmarsh cordgrass)为禾本科米草属*Spartina* Schreb.(又名绳草属)多年生草本植物(图1: A)。地下部分通常由短而细的须根和长而粗的地下茎(根状茎)组成。根系发达，常密布于地下30 cm深的土层内，有时可深达50–100 cm (图1: B)。植株茎秆坚韧、直立，高可达

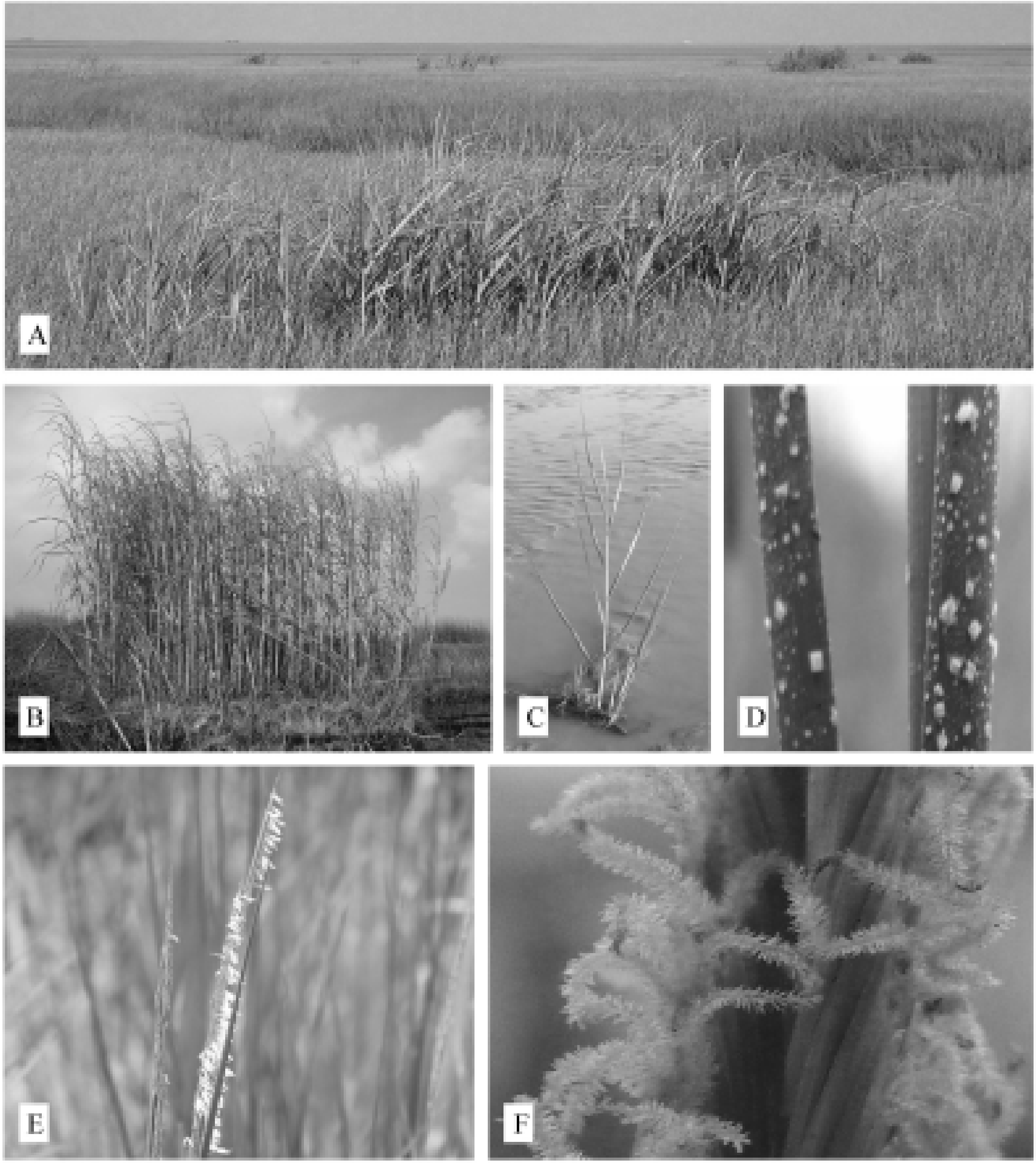

图**1**　互花米草的形态学特征　**A.** 在长江口的滩涂环境中与土著植物海三棱藨草生长在一起的互花米草斑块(较高的植物即为互花米草)。**B.** 由于潮水冲刷，根部暴露的互花米草斑块。**C.** 互花米草茎、叶的形态。**D.** 互花米草叶盐腺分泌的盐粒。**E, F.** 互花米草花和花序的形态。

Fig. 1. The morphology of *Spartina alterniflora*. **A,** The patches of *S. alterniflora* (the taller plants) and co-occurring native *Scirpus mariqueter* in mudflats in the Changjiang River Estuary. **B,** A single patch (the belowground parts exposed by tides). **C,** Stems and leaves. **D,** Salt crystals on leaves. **E, F,** Flowers and inflorescences.

1–3 m，直径在1 cm以上。茎节具叶鞘，叶腋有腋芽。叶互生，呈长披针形(图1: C)，长可达90 cm，宽1.5–2 cm，具盐腺，根吸收的盐分大都由盐腺排出体外，因而叶表面往往有白色粉状的盐霜出现(图1: D)。圆锥花序长20–45 cm，具10–20个穗形总状花序，有16–24

个小穗，小穗侧扁，长约1 cm (图1: E)；两性花；子房平滑，两柱头很长，呈白色羽毛状(图1: F)；雄蕊3个，花药成熟时纵向开裂，花粉黄色。种子通常8–12月成熟，颖果长0.8–1.5 cm，胚呈浅绿色或蜡黄色(徐炳声, 1998)。

1.2 繁殖生物学

互花米草是一种多年生根状茎植物，同禾本科大多数植物一样，互花米草的繁殖方式也有两种，即有性繁殖与无性繁殖。其繁殖体包括种子、根状茎与断落的植株(Daehler & Strong, 1994)。

在适宜的条件下，互花米草3–4个月即可达到性成熟(Smart, 1982)，其花期与地理分布有关。根据Mobberley(1956)的研究，互花米草在北美的花期一般是6–10月，在南美是12月到次年6月，在欧洲是7–11月。但在有些地方，互花米草并不开花，如新西兰和美国华盛顿州的Padilla海湾，而在华盛顿州的另一个海湾Willapa海湾，互花米草也是在引种50年后才开花(Scheffer, 1945; Partridge, 1987; Riggs, 1992; Kunz & Martz, 1993, 未发表①)。

互花米草的花为两性花，风媒，雌性先熟，其柱头在花粉囊裂开之前伸出，以接受早熟花的花粉，因此有利于异花授粉(Fang, 2002)。而其异花授粉率亦显著高于自花授粉率，异花授粉的结实率与种子活力也较高(Somers & Grant, 1981; Bertness & Shumway, 1992; Fang, 2002)，自花授粉产生的种子无萌发能力(Daehler & Strong, 1994)。

互花米草每个花序上的种子数量变异较大，为133–636粒，其种子生产量、活力与开花时期具有一定的相关性，在盛花期开放的花结实率较高，单粒种子重量也更大(Fang, 2002)。由于花粉的限制，在互花米草群落边缘，其种子生产量较少，因此种群的扩张存在Allee效应(Davis et al., 2004a, b; Taylor et al., 2004)，即个体繁殖成功率随着种群的大小或者密度的增加而增加，而在小的或者低密度的种群中灭绝速率会增加(Groom, 1998)。

互花米草的种子存活时间不长，约为8个月，因此互花米草并无持久的种子库(Sayce & Mumford, 1990)。其种子需要浸泡大约6周后才具有萌发力，但通常春天才能萌发，而其萌发率与许多因素相关，如预处理及环境因子等。Callaway和Josselyn(1992)从旧金山海湾收集的种子萌发率为37.3%，但Sayce(1988)从Willapa海湾收集的种子萌发率仅为0.04%，产生这种差异的原因可能是二者对种子的预处理不同，而非固有的差异; Sayce的预处理可能还不足以打破其种子的休眠，因为Willapa海湾的互花米草种子萌发率不可能如此之低，在Willapa海湾冬季的潮间带上，常常可以看到大量被潮水带来并聚在一起已萌芽的种子(Simenstad & Thom, 1995)。对从美国引入我国的3个互花米草生态型种子进行耐盐萌发试验结果表明，种子的萌发率随盐度升高而下降，其中来自佛罗里达州的互花米草(F型)在纯净水中萌发率高达90%，即使在7%盐度条件下也有1.2%的种子萌发(钦佩等, 1985)。在变温条件下，互花米草种子萌发速度加快，而且萌发整齐(徐国万等, 1985)。

在潮汐的作用下，部分互花米草植株及根状茎被冲刷、断落，与种子一并随潮水漂流，同样也具有一定的繁殖力(Daehler & Strong, 1994)，但与种子相比，数量较少，因此目前研究不多。

① Kunz K, Martz M. 1993. Characterization of exotic *Spartina* communities in Washington State. Appendix K: Emergent Noxious Weed Control, Final Reports. Unpublished Report to Washington Department of Ecology, Olympia.

互花米草的有性繁殖对开拓新生境有着非常重要的意义，但是对维持已经建立的种群却意义不大。在发育良好的互花米草群落的冠层下，由于光照强度低，其种子苗无法成活，而随着其盖度的降低，幼苗的存活率也会随之增加，因此，对已经建立的互花米草种群，其局部的扩张主要依赖于克隆生长(Metcalfe et al., 1986)。互花米草根状茎的延伸速度很快。在华盛顿州的滩涂上，互花米草根状茎的横向延伸速度每年0.5–1.7 m (Sayce, 1988; Riggs, 1992; Simenstad & Thom, 1995)。

1.3　生物系统学

1.3.1　米草属的生物系统学　米草属起源于北美大西洋沿岸(Chapman, 1977)，其染色体数目表明该属物种为多倍体起源(Daehler & Strong, 1996)。该属植物均为多年生草本植物，C_4光合途径，并且均有一定的耐盐、耐淹能力，多生活在海岸或者内陆的盐沼。

米草属现存15种，非杂交种共12种，分别是互花米草*S. alterniflora* Loisel.、阿根廷米草*S. argentinensis* Parodi (=*S. spartinae* Trin. (Mobberley, 1956))、*S. arundinacea* (Thouars) Carmich.、*S. bakeri* Merr.、*S. ciliata* Brongn.、大绳草*S. cynosuroides* (L.) Roth、密花米草*S. densiflora* Brongn.、叶米草*S. foliosa* Trin.、*S. gracilis* Trin.、欧洲米草*S. maritima* (Curtis) Fern.、狐米草*S. patens* (Aiton) Muhl.、*S. pectinata* Bosc ex Link; 杂交种有3种，分别是唐氏米草*S.* ×*townsendii* H. & J. Groves、大米草*S. anglica* C. E. Hubbard和*S.*×*neyrautii* Foucaud。

此外，Mobberley(1956)曾记录的两种米草属植物*S. caespitosa* Eaton和*S.*×*longispica* Hauman & Parodi ex St.目前已无记录。而Hubbard等认为已绝灭的*S.*×*neyrautii* (Hubbard et al., 1978)，被Baumel(2003)等使用RAPD及ISSR技术证明在法国西南部的Basque地区仍然存在。

米草属现存的15种植物的染色体数目及其他一些特性见表1，系统发育关系如图2。

1.3.2　变种及生态型　变种：目前广泛承认并由官方公布(USDA Natural Resources Conservation Service, 2005; Government of Canada, 2003; Global Biodiversity Information Facility, 2005)的互花米草变种有2种: *S. alterniflora* Loisel. var. *glabra* (Muhl. ex Bigelow) Fern.和*S. alterniflora* Loisel. var. *pilosa* (Merr.) Fern.。生态型: Shea等(1975)根据植株秆高将互花米草分为高秆(tall form)和矮秆(dwarf form)两个生态型。高秆型互花米草的株高通常在1 m以上，矮秆型的株高不超过0.4 m。二者染色体数相同，也不存在明显的遗传差异，但分布不同。高秆型互花米草分布在高程较低的滩涂前沿，具有较高的生产力，矮秆型互花米草则生活在高程较高的滩涂，生产力较低。施加氮肥可以使矮秆型互花米草长高。Valiela等(1978)的研究表明，通过长期添加营养, 2年以后矮秆型互花米草仍然保持矮生特性, 4年以后矮秆型可以长高，但仍然达不到高秆型互花米草的高度。值得注意的是，我们的野外观察表明，文献中所描述的两种生态型可能实际上只是因为环境差异所导致的表型差异，所以高秆和矮秆两个生态型是否真正存在仍需进一步证实。

1.4　生境与分布

互花米草通常生长在河口、海湾等沿海滩涂的潮间带及受潮汐影响的河滩上，并形成密集的单物种群落(Kunz & Martz, 1993，未发表[①])。其分布通常受与高程相关的一系列

① Kunz K, Martz M. 1993. Characterization of exotic *Spartina* communities in Washington State. Appendix K: Emergent Noxious Weed Control, Final Reports. Unpublished Report to Washington Department of Ecology, Olympia.

表1 米草属植物的生物和生态学特征比较(资料来源于Mobberley (1956)、Daehler和Strong (1996)、Baumel等(2002))
Table 1 Characteristics of the genus *Spartina*. Summarized from various sources: Mobberley (1956), Daehler & Strong (1996) and Baumel et al. (2002)

物种 Species	染色体数目 Chromosome number (2*n*)	已知入侵性 Known to be invasive	生境 Habitat	原产地 Native range
互花米草 *S. alterniflora* Loisel.	62[a]	+	潮间带 intertidal	南、北美大西洋沿岸 Atlantic, N. and S. America
大米草 *S. anglica* C. E. Hubbard	120, 122, 124[b]	+	潮间带 intertidal	英国 Britain
阿根廷米草 *S. argentinensis* Parodi (*S. spartinae* Trin.)	40[b]		海滨，陆生 beach, terrestrial	南、北美大西洋沿岸 Atlantic, N. and S. America
S. arundinacea (Thouars) Carmich.	40[b]		潮间带 intertidal	南大西洋和印度洋 S. Atlantic and Indian Oceans
S. bakeri Merr.	40		低盐度或淡水湖 brackish and freshwater	美国佛罗里达、乔治亚州 Florida and Georgia, USA
S. ciliata Brongn.	–		潮间带 intertidal	南美大西洋沿岸 Atlantic, S. America
大绳草 *S. cynosuroides* (L.) Roth	40		低盐度 brackish	北美大西洋沿岸 Atlantic and Gulf, N. America
密花米草 *S. densiflora* Brongn.	60[c]	+	潮间带高程较高地带 upper intertidal	南美南部 South of S. America
叶米草 *S. foliosa* Trin.	60[d]		潮间带 intertidal	北美太平洋沿岸 Pacific, N. America
S. gracilis Trin.	42		碱水湖岸 banks of alkaline lakes	北美内陆 Central Interior of N. America
欧洲米草 *S. maritima* (Curtis) Fern.	60	+	潮间带 intertidal	欧洲 Europe
S.×*neyrautii* Foucaud	62[e]		潮间带 intertidal	法国西南沿岸 Southwest coast, France
狐米草 *S. patens* (Aiton) Muhl.	28, 35, 42	+	潮间带高程较高地带 upper intertidal	北美大西洋沿岸 Atlantic and Gulf, N. America
S. pectinata Bosc ex Link	42, 70, 84		低盐度，陆生 brackish, terrestrial	北美中部内陆，大西洋沿岸 Central Interior, Atlantic of N. America
唐氏米草 *S.*×*townsendii* H. & J. Groves	62	+	潮间带 intertidal	英国 Britain

a, Marchant (1970); b, Marchant (1968); c, Spicher & Josselyn (1985); d, Parnell (1977); e, Marchant (1977); –，无相关信息Unknown; +，已被证实Confirmed.

环境因子的影响，因此互花米草的分布往往有一定的高程范围。在其原产地，互花米草在滩涂上的分布范围是从平均海平面(mean water level, MWL)以下0.7 m至平均高潮位(mean high water level, MHWL)(Landin, 1991)；在美国西北部华盛顿州的Willapa海湾，互花米草的分布范围是平均低低潮位(mean lower low water, MLLW)以上1.75–2.75 m，而人工移栽可使互花米草在MLLW以上1 m处存活(Sayce，1988)。其分布的纬度跨度相当大，目前记录到的最高分布纬度为英国北部的Udale海湾(57.61o N)，最低纬度为赤道附近的巴西亚马逊河口(Global Biodiversity Information Facility, 2005)。

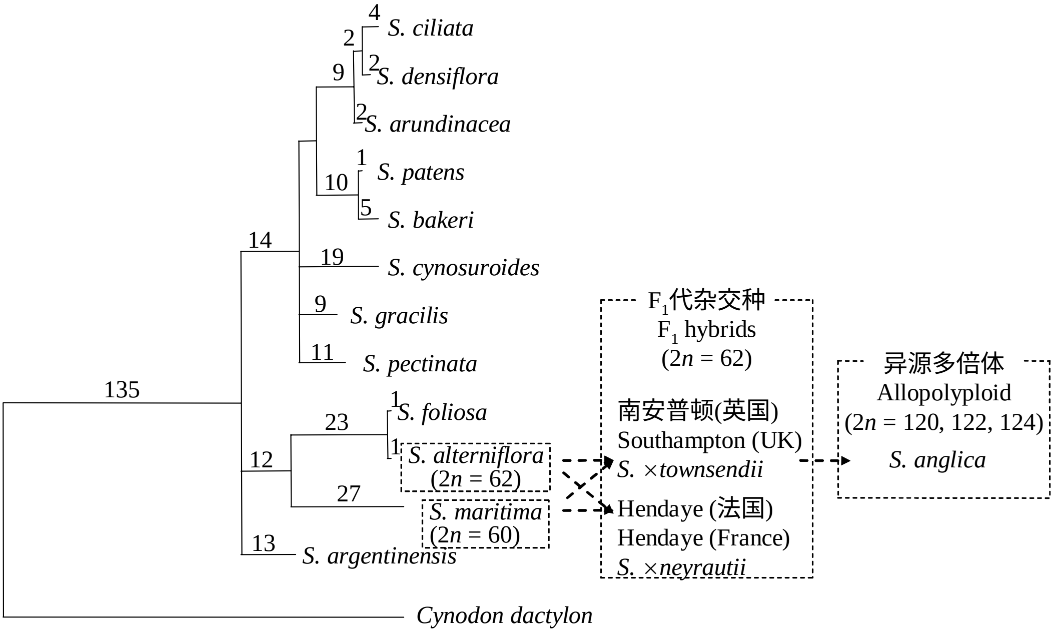

图**2**　米草属的系统发育关系　资料来源于Baumel等(2002, 2003)和Ainouche等(2004)。

Fig. 2. Phylogeny of the genus *Spartina*. Summarized from various sources: Baumel et al. (2002, 2003), and Ainouche et al. (2004).

图**3**　互花米草在全球的分布(自然分布与入侵区)　资料来源于Baumel等(2003), California State Coastal Conservancy (2000), Campos等(2004), Frenkel (1990), Global Biodiversity Information Facility (2005), Partridge (1987), The New York Botanical Garden (2005), USDA Natural Resources Conservation Service (2005), 程晓莉(2005)。

Fig. 3. Global distribution of *Spartina alterniflora* (native and introduced range). Data sources: Baumel et al. (2003), California State Coastal Conservancy (2000), Campos et al. (2004), Frenkel (1990), Global Biodiversity Information Facility (2005), Partridge (1987), The New York Botanical Garden (2005), USDA Natural Resources Conservation Service (2005), and Cheng (2005).

互花米草原产于北美洲与南美洲的大西洋沿岸。在北美，从加拿大的魁北克一直到美国佛罗里达州及墨西哥湾，沿海各州均有分布；而在南美，互花米草零星分布于法属圭亚那至巴西Rio Grande间的大西洋沿岸。近200年来，由于有意或无意的人类活动，互花米草的分布区域已经从其原产地扩展到欧洲、北美西海岸、新西兰与中国沿海(图3；表2)。

表**2** 互花米草在全球的入侵历史、途径及现状(资料来源于Partridge (1987), Stiller & Denton (1995), Daehler & Strong (1996), Baumel等(2003), Grevstad等(2003), Pfauth等(2003), Lacambra等(2004)，程晓莉(2005))

Table 2 Invasion history, pathways and status of *Spartina alterniflora*, summarized from various sources: Partridge (1987), Stiller & Denton (1995), Daehler & Strong (1996), Baumel et al. (2003), Grevstad et al. (2003), Pfauth et al. (2003), Lacambra et al. (2004), and Cheng (2005).

	入侵地 Invaded region	入侵时间 Time of introduction	入侵方式 Pathway	现状 Status
欧洲 Europe	英国 Britain	1816	由船舶压舱水无意带入 Introduced through the ballast waters accidentally	目前仍有分布。与*S. maritima*杂交后形成*S.* ×*townsendii*，再经多倍化后形成*S. anglica*。 Distributed in salt marshes. Hybridization with *S. maritima* resulted in *S.*×*townsendii*, and chromosome doubling resulted in the origin of *S. anglica*.
	法国、西班牙 France and Spain	19世纪初 Early 19th century	无意带入 Introduced accidentally	目前仍有分布。与*S. maritima*杂交后形成*S.* ×*neyrautii*。 Distributed in salt marshes. Hybridization with *S. maritima* resulted in the formation of *S.* ×*neyrautii*.
北美西海岸 NA Pacific	Willapa Bay	19世纪90年代 1890s	作为包装材料由船舶无意带入 Transported by ship as packing material	经过五十年左右的时滞后爆发，目前有大面积分布。 Spread rapidly after about 50-year lag phase, and now distributed over a large area.
	San Francisco Bay	1973	出于生态工程的目的，有意引种 Introduced intentionally for ecological engineering	迅速扩散，目前有大面积分布。 Spread rapidly, and now distributed over a large area.
	Siuslaw Estuary	1978 or 1979	有意引种 Introduced intentionally	由于人为控制, 1997年以后未见分布。 Eradicated by 1997.
大洋洲 Oceania	新西兰 New Zealand	1953–1957	4次有意引种 Introduced intentionally four times	部分滩涂有其分布，但至今未开花。 Distributed in salt marshes. It failed to flower.
亚洲 Asia	中国 China	1979	出于生态工程的目的，有意引种 Introduced intentionally for ecological engineering	迅速扩散，从天津到广西沿海各省滩涂均有分布，面积从1980–1985年的约260 hm^2到2002年的112000 hm^2。 Spread rapidly by intentional introductions, and now distributed in most coastal marshes from Tianjin to Guangxi.

2 生态学

2.1 互花米草与滩涂物理环境间的相互作用

生物与非生物环境间的相互关系通常是指物理环境因子对生物的影响及生物对非生物环境的作用。对于互花米草而言，其与滩涂物理环境间的相互作用亦包括两层含义，即互花米草对滩涂非生物环境的适应及互花米草对滩涂非生物环境的修饰作用。

互花米草对滩涂非生物环境的适应，主要表现为互花米草在个体及群落水平上对滩

涂环境胁迫的高度耐受与适应。研究表明，互花米草比芦苇*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud、狐米草、盐沼藨草*Scirpus robustus* Pursh、海三棱藨草*Scirpus mariqueter* Tang & Wang等滩涂植物对盐沼非生物环境胁迫具有更强的耐受力(Naidoo et al., 1992; Wijte & Gallagher, 1996; Lewis & Weber, 2002; Chen et al., 2004)。因此，在很多地方，互花米草能比其他植物生活在高程更低的滩涂上(Wiggins & Binney, 1987; Balthuis & Scott, 1993)。这也是互花米草成功入侵的一个重要机制。

2.1.1　个体水平上对滩涂非生物环境的适应　在个体水平上，互花米草对滩涂非生物环境的适应，表现为其对较大的纬度跨度下的沿海滩涂环境胁迫的耐受。

沿海滩涂是一种环境异质性非常高的生境，在潮汐有规律的影响下，与潮汐密切相关的非生物因子如盐度、淹水的时间与频度、养分有效度、土壤颗粒度、溶氧度、pH、氧化还原电位等往往都沿高程呈梯度变化，也造成了滩涂生物因子的梯度变化(Adam, 1990; Sanchez et al., 1998; Silvestri et al., 2005)。非生物因子和生物因子共同作用，造成了沿海滩涂植被普遍存在带状分布(zonation)(Bertness, 1991; Pennings & Callaway, 1992; Emery et al., 2001; Pennings & Moore, 2001; Costa et al., 2003)。首先，由于淹水而造成的缺氧环境是影响植物在滩涂上分布的重要因子，也是沿海滩涂的主要环境胁迫因子之一(Bertness et al., 1992; Crawford, 1992; Pennings & Callaway, 1992; Ewanchuk & Bertness, 2004)。随着高程的升高，被潮水浸没的时间与频度逐渐减少。其次，潮滩土壤的高盐度是沿海滩涂的另一个主要环境胁迫。在MHWL以下时，沿海滩涂土壤盐度随高程的升高而增加，而在MHWL以上时，土壤盐度随高程升高而降低(Mahal & Park, 1976; Adam, 1990)。在河口地区，滩涂土壤盐度除了受潮水影响外，还受上游来水的影响，在径流量降低时，滩涂土壤盐度升高(陈家宽等, 2003)。其三，滩涂盐沼土壤的养分有效性也是影响植物分布的一个重要因子。由于经常可以得到来自海水的补充，沿海滩涂盐沼营养较陆生生境相对富集(Adam, 1990)，但对于某些植物而言，营养限制 (nutrient limitation)却仍然存在(Wijnen & Bakker, 1999; Foret, 2001)。此外，在不同纬度下，气候条件不尽相同，植物对非生物因子的适应性及种间竞争关系也会随之改变 (Lonsdale & Levinton, 1985; Weber & Schmid, 1998; Leonard, 2000; Pennings et al., 2001; Bertness & Ewanchuk, 2002; Siska et al., 2002; Salgado & Pennings, 2005)，而与纬度梯度相关的研究也是目前生态学的一个新热点。

互花米草对淹水具有较强的耐受能力。Landin(1991)的研究表明，互花米草可以耐受每天12 h的浸泡。作为对淹水所造成的缺氧环境的适应，互花米草具有高度发达的通气组织(图4: A)，为其根部提供足够的氧气，并可提高其根围土壤的溶氧度(Mendelssohn & Postek, 1982)，而土壤溶氧度的提高，又有利于邻近互花米草植株的生长，因此互花米草对缺氧生境的成功入侵是与种群大小相关的，换句话说，在滩涂低潮带互花米草种群的扩大有利于其对缺氧环境的耐受，进而增加其入侵成功的机会(Bertness, 1991)。在缺氧环境下，互花米草的乙醇脱氢酶(ADH)活性大幅度升高，这表明在缺氧环境下的无氧呼吸旺盛(Mendelssohn et al., 1981)。尽管过久过频的水淹会抑制互花米草的生长(Mendelssohn & Mckee, 1988)，但一定强度的淹水对互花米草的生长亦有促进作用。Howes等(1986)在新英格兰盐沼所进行的野外试验表明，地下水位在一定范围内(0–20 cm)越高，互花米草

地上部分的生物量越大。Lessmann等(1997)在研究不同淹水时间对3种典型潮滩植物(互花米草、狐米草和*Panicum hemitomom* Schult.)的影响时发现，互花米草在年淹水时间为30天左右时叶生长速率最高，而其他两种植物的叶生长速率都会随淹水时间的增加而降低。

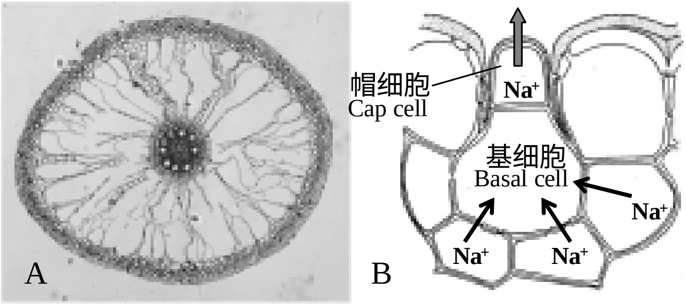

图**4** 互花米草的解剖学特征 **A.** 通气组织(Mendelssohn和Postek, 1982)。**B.** 盐腺(Anderson, 1974)。
Fig. 4. The anatomy of *Spartina alterniflora*. **A,** Aerenchyma (Mendelssohn & Postek, 1982). **B,** Salt grand (Anderson, 1974).

互花米草对高盐度也具有一定的耐受能力。大量研究都涉及互花米草的生长对盐度的响应，但结果并不完全一致。有的研究认为，互花米草的生长受盐度抑制，底质盐度越高，对互花米草生长的抑制作用越强(Gosselink, 1970; Phleger, 1971; Smart & Barko, 1980)；有的研究结果则表明，互花米草的最适生长盐度为1%–2%，超过该范围时，互花米草的生长才会受到抑制(Haines & Dunn, 1976; Landin, 1991; Wang et al., 2006)。尽管结论不尽相同，但所有研究都表明，互花米草具有较强的耐盐能力，Landin(1991)认为互花米草可以耐受高达6%的高盐度。

互花米草一系列特殊的生理生化特征使得其具有较强的耐盐能力。互花米草根部具有显著的离子排斥机制，以减少Na^+的吸收(Bradley & Morris, 1991)。同时，米草属植物的叶片上均具有泌盐组织，能将组织中的盐分排出植物体(图4: B)(Anderson, 1974; Ungar, 1991)。而互花米草的根细胞质膜的生理特征也适应于高盐环境。在高盐度下(510 mmol/L)，互花米草的根细胞质膜中固醇与磷脂比例也能保持稳定，而稳定的细胞质膜脂类组成对植物抗逆性有重要作用，同时当盐度升高时，原生质膜中H^+-ATP酶的活性升高，因此在高盐度下，互花米草能自动调节体内H^+-ATP酶的活性产生电化学梯度，从而具有较强的耐盐能力(Wu, 1997)。

互花米草对氮素具有很强的利用能力。互花米草能吸收铵态氮与硝态氮等不同形式的氮素(Morris, 1980)；作为C_4植物，互花米草对氮素的利用效率也相对较高(姜丽芬, 2005)。尽管如此，大量野外研究表明，互花米草的生长仍然受氮素水平的限制，氮素水平的增加能显著增加互花米草的生物量(Valiela & Teal, 1974; Broome et al., 1975; Gallagher, 1975; Patrick & Delaune, 1976; Howes et al., 1986)。同时，互花米草对氮素的吸收还受盐度、淹水、硫化物等其他环境因子的影响。通常来说，随着环境胁迫的增加，即在高盐、缺氧、高硫浓度下，互花米草对氮素的吸收会受到一定的抑制(Morris, 1980;

Bradley & Morris, 1990; Bradley & Morris, 1991; Chambers et al., 1998), 而这些物理因子间的交互作用对滩涂上互花米草的入侵结果与分布也有显著影响。

互花米草对环境的适应还表现为在不同纬度下对滩涂环境的适应。作为一个成功的入侵种, 互花米草对温度的适应相当广, 分布的纬度跨度相对较大, 从赤道附近(亚马逊河口)到高纬度地区(英国北部, 50o–60o N)均可分布。互花米草是C_4植物, 通常C_4植物的光合作用速率在高于10 ℃时高于C_3植物, 低于10 ℃时要比C_3植物低得多。然而，互花米草在5–10 ℃时也能保持与C_3植物相似的光合作用速率, 因此, 即使在较高纬度的地区互花米草也能很好地生存(蒋福兴等, 1985)。近年来的研究发现, 纬度变异对互花米草的耐盐能力没有影响(Pennings et al., 2003), 但是对互花米草的韧性、次生代谢产物、含氮量等有一定影响, 从而影响到互花米草对食草动物的适口性(palatability), 进一步对互花米草与其捕食者之间的相互关系产生影响(Siska et al., 2002; Pennings & Silliman, 2005)。在不同纬度的美国大西洋沿岸盐沼, 尽管互花米草群落中草食动物的多样性与密度没有差异, 但高纬度的互花米草因适口性较强而受到更大的捕食压力, 生长也受到强烈抑制, 低纬度互花米草的生物量却不受影响(Pennings et al., 2001; Pennings & Silliman, 2005)。

2.1.2　种群及群落水平上对滩涂环境的适应　在种群及群落水平上, 互花米草的扩散与建群也表现出对滩涂环境的快速适应。

首先, 互花米草很强的有性繁殖和无性繁殖能力使其在潮间带具有较强的定居与扩张能力, 可以在部分地区快速扩散。在Willapa海湾, 经过50年左右的时滞后, 互花米草在最近20年快速扩散, 目前的分布面积已达1500 hm^2 (Pfauth et al., 2003)(图5: A)。而在我国, 互花米草的快速扩散常常与人为引种有关。遥感数据表明, 在长江口的崇明东滩与九段沙, 近几年来由于人工移栽, 仅仅经过1到2年的时滞, 互花米草的面积就开始迅速增长(图5: B, C)(王卿, 2006)。而在江苏, 1988年, 互花米草的分布仅为230 hm^2, 1999年则达到12500 hm^2(沈永明等, 2002)。

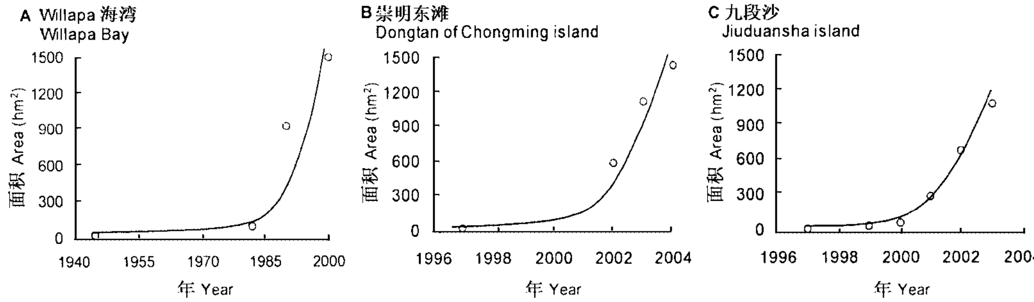

图**5**　互花米草在美国华盛顿Willapa海湾及中国上海长江口的崇明东滩与九段沙的扩张　**A.** Willapa海湾(Pfauth等, 2003)。**B.** 崇明东滩(王卿, 2006)。**C.** 崇明九段沙(王卿, 2006)。

Fig. 5.　Areal increase of *Spartina alterniflora*.　**A,** Willapa Bay, Washington, USA. **B, C,** Dongtan of Chongming island and Jiuduansha island in the Changjiang River Estuary, Shanghai, China. Data from Pfauth et al. (2003) and Q. Wang (2006), respectively.

其次, 互花米草成功定居后, 在滩涂环境下形成高密度与高生产力的单物种群落, 从而使其他植物在互花米草群落中难以生存。根据陈中义(2004)的研究, 在崇明东滩, 互

花米草粗壮高大，密度与盖度都相当大。在成熟郁闭的互花米草群落中，互花米草的平均株高187.8 cm，密度459株/m^2，盖度90.4%，地上部分生物量3108.7 g/m^2(干重)。而互花米草盐沼也被认为是具有最高净初级生产力的生态系统之一(Gallagher et al., 1980)。在美国乔治亚州的盐沼中，互花米草每年的初级生产量为1100–7600 g/m^2(干重)(Schubauer & Hopkinson, 1984)。互花米草地下部分生物量也相当可观。互花米草的地下部分由根与根状茎组成，深可达1 m。研究表明，大多数盐沼互花米草地下部分生物量要超过地上部分(Good et al., 1982; Schubauer & Hopkinson, 1984)。据估算，互花米草每年的地下部分生物量为2000–4500 g/m^2(干重)(Gallagher & Plumley, 1979; Schubauer & Hopkinson, 1984)。互花米草的根状茎是其养分与气体传输的重要通道，并且具有较强的繁殖能力，也为其种群的建立、更新与扩张提供了一条重要的途径(Smart, 1982)。

此外，互花米草快速适应新生境的一个重要机制，是其具有较高的遗传多样性与较强的适应能力。近年来，各种分子标记技术如RAPD、AFLP和ISSR等已被用来研究互花米草的遗传变异。在互花米草的原产地，互花米草种群间的遗传距离通常随地理距离的增加而逐渐变大(O'Brien & Freshwater, 1999; Travis et al., 2002)。但是在互花米草的入侵地，如旧金山海湾，其种群内的遗传多样性很高，而种群间的遗传距离与地理距离的关系甚小(Perkins et al., 2002)。在中国的研究也有类似的结论。安树青等(未发表)用AFLP方法对中国从天津到广西的7个种群的遗传多样性进行了分析，结果表明，互花米草种群内的遗传多样性很高，而种群间的遗传差异主要受生态系统结构与微生境控制。互花米草在入侵地与原产地遗传多样性上的差异，是因为在人为引种的入侵地，互花米草的种源受引种过程的控制，而与地理距离的关系较小。此外，在适度的干扰下，互花米草的遗传多样性也会增加(Edwards et al., 2005)。

2.1.3 互花米草对非生物环境的作用 大量研究表明，无论是在原产地(Bertness, 1984; Bruno, 2000; Crain et al., 2004)还是入侵地(Crooks, 2002)，互花米草对当地非生物环境均产生了强烈的作用，而且被认为是生态系统工程师(ecosystem engineers)，改造着被入侵生态系统的物理特征，从而进一步对当地生物群落、生态系统、公共事业及经济活动产生影响(Daehler & Strong, 1996)。

互花米草秆密集粗壮、地下根系发达，能够对潮水起到显著的消浪及缓流作用，故能促进泥沙的快速沉降与淤积。因此，互花米草对促淤保滩及堤岸防护具有一定的作用，这也是互花米草被引入旧金山海湾和我国的重要原因。但是，泥沙的快速淤积也妨碍了潮沟和水道的畅通，影响了潮水的正常流动(Hubbard, 1965; Asher, 1990)，导致一些地区(如旧金山海湾)航道、防洪潮沟被堵塞(Daehler & Strong, 1996)。

另外，互花米草对滩涂土壤理化性质也有一定影响。通常认为，由于互花米草的根系能将氧气送至底泥中，因此互花米草的入侵可以提高底泥中的溶氧度、氧化还原电位及硫化物的氧化度(Howes et al., 1986; Lee et al., 1999)。但是也有研究(Koretsky et al., 2000)表明，与光滩相比，互花米草群落下土壤孔隙中水分的碱度、溶解性锰、二价铁和硫化物浓度均较高，这就意味着互花米草提高了底泥中厌氧微生物的活性。显然，这一结论对过去仅强调互花米草根系向土壤输氧作用的观点提出了质疑。互花米草对土壤理化性质的影响尚需要进一步的研究。

从生态系统的角度来看，互花米草对元素循环具有重要影响，但目前相关的研究还比较零星。通常认为，互花米草群落对氮有一定的固定作用，与互花米草共生的固氮微生物具有较高的固氮效率。此外，互花米草还具有可观的初级生产力(Gallagher et al., 1980)，因此互花米草的入侵对生态系统氮循环有着重要作用(Currin & Pearl, 1998; Welsh, 2000; Tyler et al., 2003; Moisander et al., 2005)。Reimold(1972)的研究发现，在被潮水浸没后，互花米草能通过叶片将磷以磷酸盐的形式释放到水中，这样互花米草就成为将土壤中的磷转运到水中的“磷泵”。互花米草还能将其吸收的可溶性S^{2-}在植物体内氧化成稳定的SO_4^{2-}，从而对整个生态系统的硫库产生影响(Carlson & Forrest, 1982)。在长江口九段沙的研究表明，互花米草的入侵显著增加了生态系统的初级生产力、碳封存能力(carbon sequestration)和土壤碳氮库的大小(廖成章，2006)，或土壤有机碳氮的浓度(Cheng et al., 2006)。

2.2　互花米草与滩涂生物的相互关系

共同出现的植物在不同环境下通常具有不同的响应，而两者间的种间关系也常常随环境因子的变化而变化(Alpert et al., 2000; Huckle et al., 2002; Daehler, 2003)。对互花米草而言，在滩涂环境下，与其他植物的竞争结果是影响其分布的一个重要因子，也是决定其是否能成功入侵的重要机制。

此外，植物的分布与表现与其群落中的动物及微生物有重要关系。作为一种典型的入侵植物，互花米草一方面在原产地是大量动物的栖息及觅食地，另一方面，在其入侵地则对动物、微生物有复杂的影响。

研究互花米草与滩涂生物间的相互关系，对理解互花米草的入侵机制、入侵后果及管理有重要意义，而研究其原产地的天敌，除了有助于探讨其入侵机制，还是对其进行生物控制的必要途径。

2.2.1　互花米草与其他植物的相互作用　互花米草与其他植物间的相互作用主要有两个方面:

其一，互花米草与其他植物之间的竞争。野外研究表明，在潮间带，互花米草与其他植物间表现出强烈的竞争关系(Frenkel, 1990; Scholten & Rozema, 1990; Callaway & Josselyn, 1992)，因此，在互花米草入侵以后，往往导致其他植物种群分布面积的大量减少与种群数量的显著降低。在Willapa海湾和旧金山海湾的研究表明，互花米草强烈排斥大叶藻*Zostera marina* L.、盐角草*Salicornia virginica* L.、海韭菜*Triglochin maritimum* L.、叶米草、*Jaumea carnosa* (Less.) A. Gray和*Fucus distichus* L.等土著植物(Corkhill, 1984; Scholten & Rozema, 1990; Callaway & Josselyn, 1992; Simenstad & Thom, 1995; Daehler & Strong, 1996)。在我国海河口、长江口等地的潮间带，互花米草对土著植物海三棱藨草和芦苇也有显著的竞争影响(Chen et al., 2004; Wang et al., 2006)。

互花米草与其他植物的竞争结果与滩涂非生物因子密切相关(Bertness, 1991; Levine et al., 1998; Pennings & Moore, 2001; Wang et al., 2006)。Wang等(2006)研究了盐度、土壤基质和淹水对互花米草与芦苇之间竞争关系的影响，发现互花米草在高盐度和高度淹水的环境下对芦苇具有竞争优势，而芦苇在低盐度、低淹水的生境下具有竞争优势。土壤养分也是决定物种竞争结果的重要因子，Ehrenfeld(2003)认为，土壤养分(主要是无机氮

素)的增加有利于外来物种的成功入侵。Brewer(2003)在密西西比的研究发现，互花米草在潮间带的高潮位被针茅灯心草*Juncus roemerianus* Scheele取代的一个原因就是互花米草对低氮环境的耐受力相对较弱。前文提到，互花米草对氮的吸收还受盐度、淹水、硫化物等其他环境因子的影响，这些非生物因子的交互作用对互花米草与其他物种的竞争关系有显著影响，进而决定了滩涂植被的分布。Levine等(1998)考虑到氮素水平、其他环境因子胁迫及植物种间竞争等因素，提出了美国新英格兰盐沼植被带状分布的概念模型(图6: A)。同样，根据我们近年来有关长江口沿海滩涂植物对环境的适应及其种间关系的一系列研究(陈中义, 2004; 王卿, 2006)，也可提出类似的概念模型(图6: B, C)。根据这些模型，互花米草在较强的物理环境胁迫与较高的氮素水平下具有竞争优势。当互花米草入侵长江口沿海滩涂之后，芦苇的种群数量减少，而土著种海三棱藨草甚至可能会被互花米草完全取代。

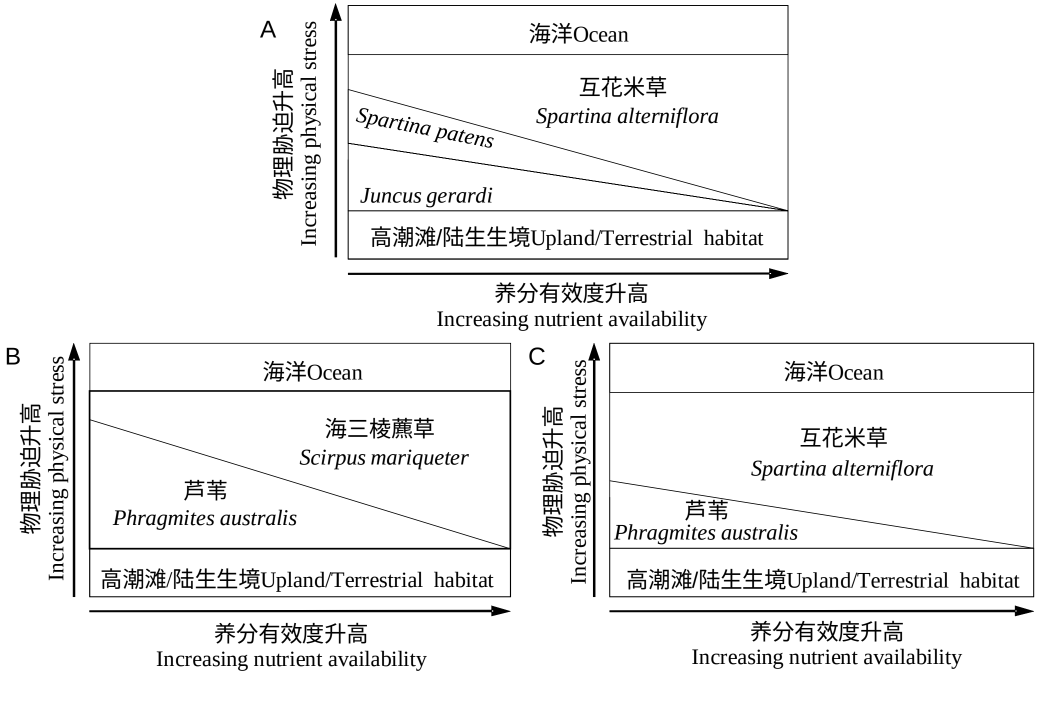

图**6**　物理胁迫、营养有效性与竞争关系交互影响下，盐沼植物成带分布的概念模型　**A.** 新英格兰盐沼(Levine et al., 1998)。**B.** 互花米草入侵前的长江口沿海滩涂(王卿, 2006)。**C.** 互花米草入侵后的长江口沿海滩涂(王卿, 2006)。
Fig. 6.　Conceptual model of salt marsh plant zonation as a function of physical stress, nutrient availability and competitive interactions in: **A,** New England; **B,** before and **C,** after *Spartina alterniflor*a invasions into the Changjiang River Estuary. From Levine et al. (1998) and Q. Wang (2006), respectively.

此外，在植物中常见的化感作用(allelopathy)也被认为是植物提高其竞争优势的重要手段，也是外来植物成功入侵的重要机制之一(Callaway & Aschehoug, 2000; Bais et al., 2003; Hierro & Callaway, 2003)。尽管有一些研究涉及到互花米草的次生代谢产物，但是目前与其化感作用相关的研究还未见报道。

因此, 互花米草成功入侵的一个重要机制, 就是互花米草在沿海滩涂的物理环境下具有对土著植物的竞争优势。而实际上, 在美国西海岸, 由于互花米草比土著种对滩涂的物理环境具有更高的抗逆性, 因此, 在高程较低的滩涂上, 互花米草很少受到土著植物的竞争压力(Callaway & Josselyn, 1992; Riggs, 1992)。

其二, 互花米草对土著米草的遗传侵蚀。19世纪被偶然带入英国南部的互花米草与土著种欧洲米草发生自然杂交产生不育种唐氏米草, 而后者经过染色体加倍产生了入侵能力非常强的可育种——大米草。在法国, 互花米草与土著种欧洲米草的杂交也产生了另一种米草*S.* ×*neyrautii*。

互花米草被引入旧金山海湾后, 除了竞争排除土著种叶米草外, 基因渗入是对叶米草造成威胁的另一个重要原因。在温室中进行的种间杂交试验和RAPD研究表明, 在自然状况下, 两个种之间能发生一定程度的杂交(Daehler & Strong, 1997)。Anttilia等(1998)认为互花米草具有较大的雄性适合度, 种间杂交导致叶米草种群的基因均质化, 降低了遗传多样性。种间杂交后代在潮间带的分布范围类似于其亲本入侵种互花米草, 能分布在低潮带, 进一步加剧了互花米草对叶米草的竞争排斥作用(Ayres et al., 1999)。

2.2.2　互花米草与鱼类的相互作用　在原产地, 互花米草对鱼类有着重要的意义, 互花米草丛是一些河口鱼类、蟹类的繁育场所(Bertness, 1984; Simenstad & Thom, 1995)。在互花米草的入侵地, 由于其对土著植物的取代及对潮间带环境的改变, 使得一些鱼类及其他底栖无脊椎动物的避难所和食物来源发生变化, 进一步改变入侵地的底栖动物群落。在美国华盛顿州的Padilla海湾, 大叶藻*Zostera* spp.群落被互花米草取代, 从而导致一些鱼类如马苏大麻哈鱼(chum salmon)、英国箬堨鱼(English sole)等鱼类的避难所受到威胁和食物来源减少 (Balthuis & Scott, 1993; Simenstad & Thom, 1995)。但互花米草的入侵也并非对所有的鱼类都有危害, 例如大鳞大麻哈鱼(chinook salmon)的幼体被认为能从互花米草的扩散中受益(Simenstad & Thom, 1995)。

2.2.3　互花米草与底栖动物及线虫的相互作用　在原产地, 互花米草是底栖动物的重要食源, 能够直接取食互花米草的动物很多, 例如玉黍螺*Littoraria irrorata* Say、*Melampus bidentatus* Say、*Geukensia demissa* Dillwyn等, 而玉黍螺对互花米草叶片的直接取食能强烈抑制其生长(Silliman & Zieman, 2001; Silliman et al., 2004)。

在其入侵地, 由于入侵的互花米草增加了生境的复杂性, 对底栖动物的影响也是多方面的。互花米草的入侵是否对底栖动物群落产生负面影响, 目前也没有一致的结论(Daehler & Strong, 1996)。Luiting等(1997)的研究表明, 入侵Willapa海湾光滩的互花米草斑块底泥中底栖无脊椎动物种数要小于潮间带光滩, 同时物种多度也显著降低。而Wu等(2002)在比较崇明东滩潮间带中部的互花米草和海三棱藨草底泥中的线虫群落时发现, 线虫的种类数、数量、生物量、多样性、均匀度和优势度均没有显著差异, 但最近的研究(Chen et al., in press)却表明, 互花米草植被下底栖线虫营养多样性指数显著降低, 而食细菌线虫比例显著增加。陈中义(2004)在崇明东滩的研究发现, 互花米草入侵海三棱藨草群落后, 大型底栖无脊椎动物群落的物种组成没有显著的不同, 但是大型底栖无脊椎动物的多样性有显著降低。在Willapa海湾, 光滩被入侵以后, 互花米草底泥中的无脊椎动物总密度和丰富度要高于临近的光滩, 而有的类群密度不发生变化(Dumbauld et al.,

1997)。米草盐沼是已知的具有最高净初级生产力的群落之一(Gallagher et al., 1980), 因此, 其衰老的秆被分解以后, 能够支持大量和多样的线虫以及无脊椎动物的幼体(Alisauskas & Hobson, 1993; Daehler & Strong, 1996)。

2.2.4 互花米草与昆虫的相互作用 在原产地, 互花米草群落中的昆虫物种丰度与多度相对较高, 而其中一部分可直接取食互花米草, 如*Orchelimum fidicinum* Rehn & Hebard、*Conocephalus spartinae* Fox.等(Silliman & Zieman, 2001; Grevstad et al., 2003; Silliman et al., 2004; Pennings & Silliman, 2005)。在其入侵地, 互花米草群落中的昆虫物种的丰度与多度均大大低于土著植物群落(高慧等, 2006), 这意味着取食互花米草的昆虫相对较少。在美国东部与旧金山海湾发现一种同翅目昆虫*Prokelisia marginata* Van Duzee (planthopper), 但是该昆虫在旧金山海湾到底是否为土著种尚不明确。*P. marginata*取食互花米草的韧皮部, 对互花米草的种子生产量有一定影响, 进而限制其扩散(Bertness & Shumway, 1992; Daehler & Strong, 1997; Grevstad et al., 2003; Hedge et al., 2003), 但也有研究发现, *P. marginata*并没有限制旧金山海湾互花米草有活性的种子的生产量, 而*P. marginata*对其他一些植物的分蘖也有一定影响, 因此还需要进一步研究来确认*P. marginata*是否能应用于互花米草的控制(Daehler & Strong, 1994)。

2.2.5 互花米草与水鸟的相互作用 滩涂湿地, 特别是河口滩涂, 是水鸟的重要栖息地与觅食地, 盐沼中的土著植物不仅为水鸟提供栖息场所, 而且其幼苗、果实与地下茎等也是一些水鸟的食物来源; 特别是开阔的光泥滩具有丰富的底栖动物和鱼类, 是水鸟最为偏好的觅食场所。水鸟是潮间带生态系统食物网中的重要组成部分, 水鸟种群数量的维持对生态系统的稳定具有重要作用。例如: 水鸟可以捕食底栖动物和小型鱼类, 控制其种群数量; 水鸟也可以取食土著植物的种子与根状茎, 有利于土著植物种群的扩散。因此, 水鸟的多样性常常被作为衡量湿地生态功能的重要指标, 而水鸟种群数量下降将对生态系统造成深刻影响。

在原产地, 互花米草群落是大量鸟类栖息与觅食的重要场所。而在其入侵地, 情况却完全相反。互花米草入侵后, 竞争取代土著植物, 占领光滩, 形成单一密集的互花米草群落, 造成鸟类生境和食源丧失, 最终导致水鸟种群数量明显减少(Callaway & Josselyn, 1992; Foss, 1992)。在Willapa国家野生生物保护区, 互花米草的入侵已使水鸟越冬和繁殖的关键生境减少16%–20%(Foss, 1992); 在旧金山海湾, 互花米草对叶米草群落的入侵没有影响涉禽的觅食, 而它对潮间带光滩的入侵则使涉禽觅食面积大为减少(Daehler & Strong, 1996)。在崇明东滩的互花米草群落中, 无论是鸟类的种类和数量都要大大低于土著的芦苇群落, 同时, 互花米草对土著植物海三棱藨草有显著的竞争排斥, 而后者的种子与地下球茎是一些雁鸭类与白头鹤等水鸟的主要食物来源(陈中义, 2004)。然而, 并非所有鸟类都受到了互花米草入侵的威胁, 濒危的加利福尼亚铃舌秧鸡*Rallus longirostris* Boddaert在互花米草丛中筑巢, 并且鸟巢的数量与互花米草的长势相关(Foin & Brenchley-Jackson, 1991)。

2.2.6 互花米草与食草动物的相互作用 由于互花米草分布于潮间带, 经常被水浸泡, 食草动物的活动比较有限, 但仍然有研究表明, 食草动物对互花米草的取食能改变互花米草与其他植物的竞争结果。在其原产地马里兰州Assateague岛的盐沼中, 野马选择性地

取食互花米草, 从而使其在与*Distichlis spicata* (L.) Greene的竞争中处于劣势(Furbish & Albano, 1994)。

2.2.7　互花米草与微生物的相互作用　互花米草群落中的微生物对互花米草的作用主要有三个方面: 其一, 对互花米草的致病作用。在Willapa海湾发现麦角菌*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.能够感染互花米草并使之染上麦角病(ergot disease), 使互花米草的种子生产量降低, 从而限制其扩散。尽管*C. purpurea*对禾本科的其他一些植物也有影响, 但这一发现在互花米草的生物控制中仍然可能具有一定的应用前景(Fisher et al., 2005)。其二, 作为生态系统中的分解者, 对互花米草的凋落物、枯死植株及其碎屑进行分解。其三, 增加互花米草群落的养分供给。互花米草群落中固氮微生物对氮素的供给有着重要作用, 有一些与互花米草共生的固氮生物, 如附生在死亡的互花米草植株上的蓝藻及其根际固氮菌具有较高的固氮效率, 这就意味着初生的互花米草群落中的氮素限制会随着群落的逐渐发育而降低(Tyler et al., 2003)。另外, 菌根真菌对互花米草的生长也有一定的促进作用。在沿海滩涂中, 菌根真菌的生长受到一定限制(Khan & Belik, 1995), 而丛枝菌根对互花米草根部的侵染率也很低, 尽管如此, 菌根真菌的存在可以显著提升互花米草在磷限制下的养分吸收(McHugh & Dighton, 2004)。

互花米草的入侵对土壤微生物亦有影响, 但目前的研究不多。王蒙(2006)在对长江口九段沙潮间带微生物的研究中, 用16S rDNA估计了不同植物群落的根际土壤微生物多样性, 结果表明, 与土著种芦苇群落和海三棱藨草群落相比, 互花米草群落的根际微生物多样性和均匀度要低很多。

2.3　人类活动与互花米草的扩张

生物入侵作为全球变化的一部分, 与人类活动密切相关。人类活动的影响直接或间接地对互花米草的成功入侵及扩散起到了重要的作用。

2.3.1　运输业的发展及人工引入　在地理大发现之前, 生物区、大陆与岛屿等生物地理屏障之间的物种交换是一种小概率事件, 但是今天, 人类活动的影响前所未有地加强, 运输业也飞速发展, 人类有意或无意地对外来物种的引入加快了物种交换的频率, 使物种得以快速突破自然力难以克服的地理障碍, 而使生物入侵的速率被前所未有地加快(Mooney & Cleland, 2001)。互花米草的成功入侵也与人类活动密切相关。

相对于无意带入, 人为地有意引入还使外来物种入侵的速率与成功率大大提高。一般来说, 入侵种群的建立到扩散存在一定的时滞(Sakai et al., 2001)。当入侵的种群非常小时, 特别是由于Allee效应等原因, 只有等到种群密度达到一定的水平时物种才会进一步扩散; 同时, 由于从物种被引入到选择出具有强繁育力的后代通常需要一定的时间, 而当入侵种的繁殖体压力(propagule pressure)很小时, 这种选择的时间可能会被延长; 另外, 个别物种被引入以后会迅速传播, 只有等到个体繁殖后种群得以壮大才会被探测到, 因此只有当种群密度达到一个足够高的水平时, 其分布区的扩散才能变得明显(李博, 陈家宽, 2002)。基于以上三点, 当被引入的外来物种个体数量较少时, 时滞效应往往会非常明显。无意带入是偶然的、个别的事件, 因此时滞效应非常明显; 而有意引种却是有目的的、大量的, 抑或多次的事件, 为了使物种能够在该地区快速定居、建群, 人们常常选择大量成活率高的繁殖体进行引种, 这样使入侵地面临巨大的繁殖

体压力，避免了在入侵初期可能的Allee效应，大大缩短了入侵的时滞，从而增加入侵的速度与成功率。

最近100余年来，互花米草在世界部分沿海滩涂极快的扩散速度表明，运输业的发展及有意引种对互花米草的成功入侵起着极为重要的作用。Willapa海湾和欧洲的互花米草是通过船舶无意带入的。对于互花米草而言，由于Allee效应，其入侵常常会被延迟甚至失败(Davis et al., 2004a, b)。例如Willapa海湾的互花米草在入侵50年后才出现具有繁殖能力的种子(Kunz & Martz, 1993，未发表①)。而在旧金山海湾及我国，互花米草是人类出于保滩促淤等目的大量地有意引种，因此种群得以迅速增长。在我国，由于有意引种，在过去20余年内，互花米草从无到有，一直到目前沿海大多数省市均有分布，其分布面积也呈指数型增长，人类的作用对这种快速扩张的影响是至关重要的。

2.3.2 人类活动的干扰 通常认为，干扰对入侵具有促进作用。人类的焚烧、刈割、放牧及践踏等活动常常使入侵变得更加容易发生(Alpert et al., 2000; 李博等, 2001)。但对于互花米草，干扰的影响比较复杂。例如，在崇明东滩，从每年秋末到次年初春，当地居民或一些部门会对滩涂植被进行一定强度的收割与焚烧。王智晨等(2006)在2004年冬季对互花米草的地上部分进行了刈割与焚烧的处理，初步结果显示，焚烧与刈割去除了地上枯死植株，有利于来年互花米草种群的更新。另外，观察发现，在崇明东滩春季，放牧的牛群对芦苇的嫩芽进行选择性取食，降低了芦苇的相对竞争能力，因此，放牧也可能有利于互花米草对芦苇的竞争排斥。不同季节处理的结果不同，Turner(1988)研究的刈割是从1983年7月到1984年11月，践踏是半个月一次，而焚烧是在1983年3月进行，该研究发现，所有的处理都使互花米草的生物量减少。这样的结果对互花米草的控制与管理有着重要启示。

2.3.3 人类活动驱动下的全球变化 近半个世纪以来，人类活动对地球生态系统已经造成了深刻的影响，而全球范围内生态环境的变化也与人类活动密切相关，比如CO_2浓度升高、全球变暖、海平面升高、富营养化等(Vitousek et al., 1997)。生物入侵本身作为全球变化的一部分，同时也受其他变化的影响(Vitousek et al., 1997; 方精云, 2000)。全球变化对互花米草的成功入侵也有一定影响。全球气候变化能够改变植物之间的竞争关系，从而对入侵结果产生影响(Vitousek et al., 1997)。已有研究表明，富营养化会增加互花米草对狐米草的竞争优势(Levine et al., 1998)。另外，海平面升高能够促进互花米草的入侵。研究表明，海平面升高可以增加互花米草对土著物种的竞争优势(Chen et al., 2004; Wang et al., 2006)。此外，化石证据表明，从19世纪末开始，新英格兰盐沼中的互花米草开始向较高的区域扩张，其扩张速率与海平面上升的速率基本是同步的(Donnelly & Bertness, 2001)。但是全球变化对入侵的影响是复杂的，通常认为, CO_2浓度的升高与水分的增加有利于C_3植物，并增加其竞争优势，而温度的升高却有利于C_4植物(方精云, 2000)，这些因子间的交互作用对互花米草分布的影响目前还没有研究报道。

2.4 互花米草入侵的机制及其后果

2.4.1 互花米草成功入侵的生态学机制 近几十年来，生态学家为了探讨外来物种成功

① Kunz K, Martz M. 1993. Characterization of exotic *Spartina* communities in Washington State. Appendix K: Emergent Noxious Weed Control, Final Reports. Unpublished Report to Washington Department of Ecology, Olympia.

入侵的生态学机制, 提出了大量假说。总的来说, 外来物种是否能成功入侵, 主要取决于物种自身的入侵力(invasiveness)与生境的可入侵性(invasibility)(Alpert et al., 2000)。物种的入侵力取决于该物种自身的生物学特性, 而生境的可入侵性则取决于生境的非生物环境及生物环境对入侵的抵抗力。生态系统环境对入侵的抵抗通常是指其非生物因子所造成的环境胁迫, 而生物环境对入侵的抵抗通常是指生境的生物因子即群落中的生物对外来物种的竞争、捕食、共生等种间关系对入侵结果的影响, 而非生物环境与生物环境间往往是相互作用的。

根据前文, 互花米草成功入侵的生态学机制可总结为: 在人类活动的影响越来越大的背景下, 互花米草在较大的纬度跨度上对滩涂非生物及生物环境的耐受与适应, 最终导致了互花米草在全球大范围的成功入侵(图7)。

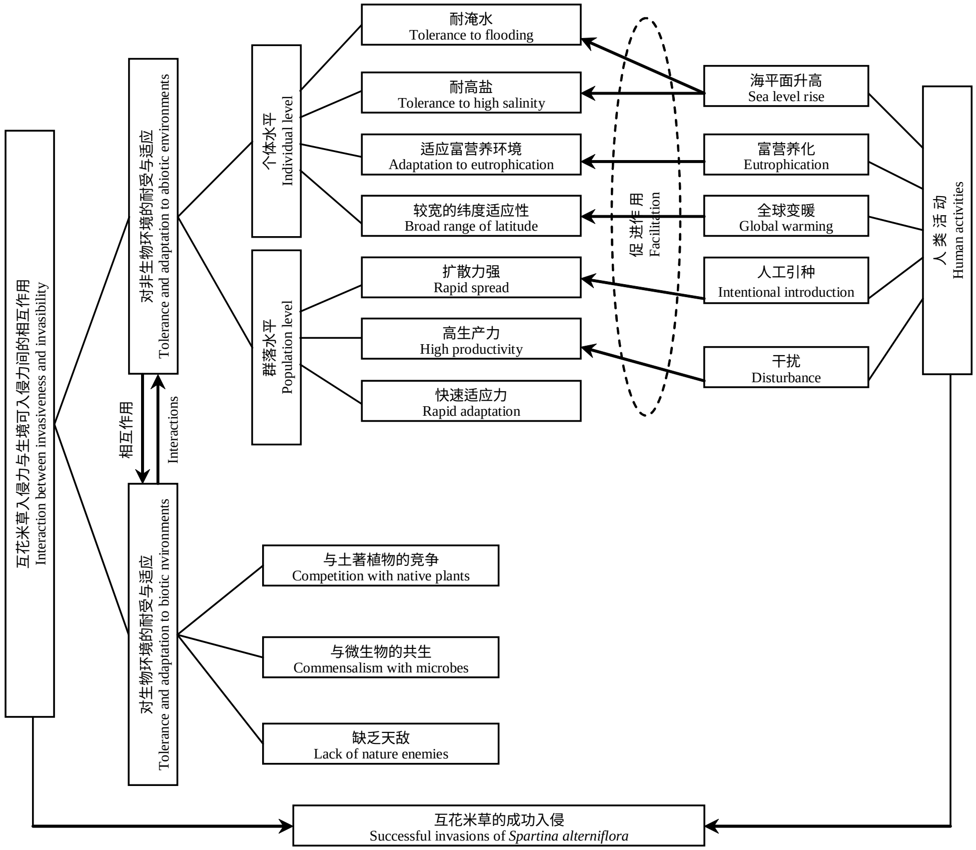

图**7**　互花米草在海滨生态系统中成功入侵的生态学机制

Fig. 7.　Ecological mechanisms of the successful invasion of *Spartina alterniflora* in coastal ecosystems.

2.4.2　互花米草的用途及入侵后果　从经济学角度上来讲, 互花米草具有一定的价值, 但也有相当的危害。互花米草曾被作为家畜饲料、造纸原料(Ebasco Environmental, 1993)。被引入中国以后, 互花米草的经济价值得到了进一步开发。从互花米草中提取的总黄酮

类物质具有一定的消炎、免疫、降血糖等药用价值，利用互花米草可开发生物矿质保健茶、生物矿质水等保健产品(张晟途等, 1999; 刘金娥等, 2004); 互花米草的草粉还可作为饲料喂养肉鸡，此外，互花米草还被沿海农民当作绿肥和燃料(唐廷贵，张万均, 2003)。但是，互花米草在Willapa海湾和我国福建沿海的入侵，对当地的牡蛎养殖、水产捕捞造成了较大的威胁(Foss, 1992)。而在Willapa海湾，互花米草对光滩的入侵使行船、观鸟、拾贝、渔业生产等活动都受到一定局限，旅游业也因此受到了影响。

从生态学上来讲，互花米草的生态价值也存在着一定的争议。在原产地，互花米草是滩涂植被的优势物种，对生态系统物理结构具有改造作用，从而有助于其他物种的定居，所以在当地生态系统中发挥着重要的生态系统功能; 而当其扩散至其他地方后，除了在一些生态工程中发挥了一定作用外，给当地的生态系统造成了一系列危害。目前对其入侵后果研究较多的地点主要集中在美国西海岸(太平洋地区)的Willapa海湾与旧金山海湾。近年来，我国学者也已对互花米草入侵长江口潮间带、福建和江苏等地滩涂的后果进行研究，并已取得了一些进展。互花米草的入侵后果总结如图8。

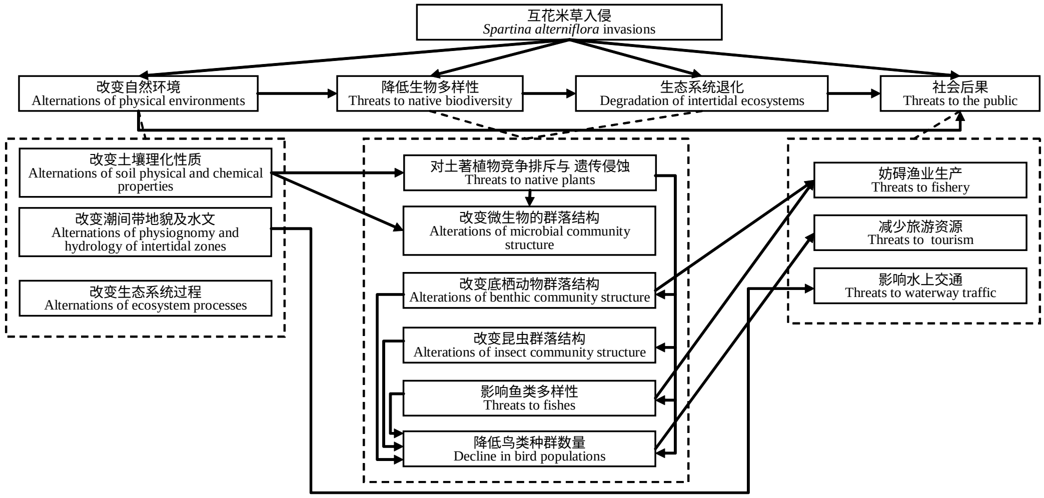

图**8** 互花米草的入侵后果

Fig. 8. The potential impacts of *Spartina alterniflora* invasions in the invaded regions.

3 互花米草的控制及管理

互花米草入侵带来了明显的生态、经济及社会后果，对其进行控制与管理也就显得极为必要。在美国的Willapa海湾与旧金山海湾，研究人员已经对互花米草的控制进行了大量细致的工作，并从生态学和经济学的角度对各控制方法进行了评估(Grevstad et al., 2003; Hedge et al., 2003; Major et al., 2003)。实际上，对互花米草的控制是非常困难而昂贵的，目前采用的方法有物理法、化学法和生物控制法(Hedge et al., 2003)。

3.1 物理法/机械法

物理法包括人工拔除幼苗、织物覆盖、连续刈割以及围堤。物理法虽然比较有效，但

是大多费时费力, 并且成本也较高。

对于刚刚定居的互花米草, 人工拔除幼苗是一种有效的方法。春季, 如果在互花米草开始进行无性繁殖时就手工将其幼苗连根拔除, 其控制效果是显而易见的；但实际上由于手工拔除常常使一些根状茎还残留在地下, 很快又会重新长出幼苗, 因此需要重复地拔除才能最终将其完全除掉。对于已经建成的种群, 人工拔除法不仅非常困难而且效果也不大。对于小块互花米草斑块, 可以使用织物覆盖法, 即用致密的丝织布紧密地覆盖住互花米草斑块, 连续覆盖一到两个生长季。该法对于控制小斑块的互花米草较为有效。对于较大的互花米草斑块, 可使用机械进行连续刈割, 即从互花米草返青到秋季死亡期间对其进行多次刈割, 对于大面积的互花米草, 则要在两个生长季进行9–10次刈割。该法可限制互花米草的营养生长及结实, 而要完全除尽互花米草有时可能需要3–4年(*Spartina* Task Force, 1994, 未发表①)

在Willapa海湾, 研究人员在互花米草周围用一种充气纤维建立一些围堤蓄水, 通过长时间的浸泡使互花米草因缺氧而死亡。但这种方法只能在潮水可以到达的区域使用, 并且缺氧也导致其他生物死亡。实际经验表明, 在礁湖区, 围堤是一种比较有效的方法(Aberle, 1990)。

3.2　化学法

化学法是指采用合适的除草剂来进行防除, 但是化学法通常具有一定的毒性, 可能对生态系统中动植物的区系以及人类健康、娱乐、农业和渔业造成影响(Paveglio et al., 1996; Lytle & Lytle, 1998)。

草甘膦(Rodeo™)是目前在互花米草控制中唯一得到实际应用的除草剂。在Willapa海湾, 研究人员将草甘膦装在车载的大型罐状容器中, 然后用水管连出, 末端用手持式喷管或者喷雾器将除草剂喷洒至互花米草叶片上。此外, 也可使用背式喷雾器人工喷洒与飞机喷洒。喷洒方法的差异与时机都会影响除杀效果。不过使用人工喷洒比飞机喷洒更有效；5月份喷洒的效果很低, 但使用草甘膦并混和以5%的LI 700在6、7、8月喷洒可以达到90%的控制率(Norman & Patten, 1994a, b, c, 1995, 未发表②)。

在Willapa海湾用除草剂去除互花米草的研究表明(Norman & Patten, 1995, 未发表③): (a)不同喷洒时间的去除率: 6月>7月>8月>5月; (b)不同喷洒方法的去除率: 手持式喷管>

① *Spartina* Task Force. 1994. *Spartina* Management Program: Integrated Weed Management for Private Lands in Willapa Bay, Pacific County, Washington. Pacific County, Washington: Unpublished report prepared for the Noxious Weed Board and County Commissioners.

② Norman M, Patten K. 1994a. Optimizing the efficacy of glyphosate to control *Spartina alterniflora*. Unpublished progress report submitted to Washington State Department of Natural Resources, Olympia (January–May, 1994).
Norman M, Patten K. 1994b. Optimizing the efficacy of glyphosate to control *Spartina alterniflora*. 1993 study. Unpublished progress report submitted to Washington State Department of Natural Resources, Olympia (June–December, 1994).
Norman M, Patten K. 1994c. Evaluation of spring/summer glyphosate treatments for the control of *Spartina alterniflora*. 1994 study. Unpublished progress report submitted to Washington State Department of Natural Resources, Olympia (May–December, 1994).
Norman M, Patten K. 1995. Evaluation of spring/summer glyphosate treatments for the control of *Spartina alterniflora*. 1994 study. Unpublished progress report submitted to Washington State Department of Natural Resources, Olympia (January–May, 1995).

③ Norman M, Patten K. 1995. Evaluation of mechanical methods and herbicide/adjuvant treatments for the effective control of *Spartina* spp. Unpublished report on file at Washington State University Long Beach Research and Extension Unit, Long Beach, Washington.

手持式喷雾器>背式喷雾器>飞机喷洒；(c)不同喷洒方法的成本：背式喷雾器>手持式喷管>飞机喷洒。

近年来，我国也开发出一种新的除草剂——米草净(刘建等，2005)，其可导致互花米草的败育，从而控制其蔓延，但目前尚处于研究阶段，还未大规模应用。

3.3 生物控制

生物控制互花米草是指利用昆虫、真菌以及病原生物等天敌来抑制互花米草生长和繁殖，从而遏制互花米草种群的爆发，具有效果持久、对环境安全、防治成本低廉等诸多优点。但是天敌的作用是复杂的，往往对其他的非靶标(如某些土著物种)也有威胁，因此，引进天敌可能导致新的生物入侵，必须慎而又慎。

根据目前的研究，可能在对互花米草的控制中得到应用的生物主要有：同翅目昆虫*P. marginata*、麦角菌、玉黍螺。目前对引进天敌的效果与后果都存在一定的争议，因此对于互花米草的生物控制研究尚在实验阶段，没有得到大规模的应用。

3.4 管理建议

在美国旧金山海湾和Willapa海湾所进行的研究表明，控制互花米草非常困难，同时成本昂贵，因此要根除北美太平洋海岸所有的入侵米草是不现实的(Daehler & Strong, 1996; Cordell et al., 1998)。由于互花米草入侵早期的Allee效应，对于已经被其入侵的生境应当尽早采取措施进行管理(Davis et al., 2004a)。一种简单有效的方法是先预测互花米草可能入侵的地点，然后确定那里是否已经出现了入侵种的繁殖体，这样就能够在其扩散之前，用较低的成本除去，该策略已成功应用于根除入侵Humboldt海湾的互花米草(Daehler & Strong, 1996)。

在我国，首先要加强对互花米草的研究，根据对其入侵机制、后果以及控制等各方面的研究结果，参考国外的成功经验，对互花米草在我国的入侵作出预测，对其入侵后果作出评估，并提出相应的管理建议。事实上，互花米草的作用是多方面的，并具有一定的经济价值，在进行控制的同时，还需加大其经济价值的开发与应用，因地制宜，变害为宝。然而，在我国，要从机制上把外来物种入侵的可能性降到最低，还要加强立法，严格控制物种的引入，切忌盲目引种，更要严禁引入已经在其他地区造成巨大危害的物种。

4 结语

目前，互花米草仍是生态学家开展入侵生态学和盐沼生态学研究的模式材料，而且由于研究思路的拓展与研究手段的发展，与互花米草相关的研究也日趋深入。我们认为，对互花米草的研究应当强调如下几个方面：

(1) 由于互花米草的作用仍然存在较大的争议，且互花米草在不同的地区也有着不同的生态和经济功能，因此，在评价互花米草的入侵后果时，应从不同的角度出发，进行客观公正的评价。

(2) 无论是互花米草入侵的生态学后果还是入侵机制等，对互花米草如何与土壤生物/微生物相互作用的研究并不充分，对互花米草的入侵如何影响滩涂生态系统过程与功能也了解甚少，因此，对互花米草的工作应当由地上过程转向地下过程，由个体与群

落水平转向生态系统水平。

(3) 无论在其原产地还是入侵地, 互花米草均被誉为“生态系统工程师”(ecosystem engineer), 其存在可能左右生态系统的生物多样性与物理环境, 影响盐沼湿地生态系统中物种间相互作用的性质与强度, 甚至生态系统演替的速度。尽管有关其在原产地的工程作用已得到了较深入的研究, 但其在入侵地的类似效应尚未得到充分的认识, 显然值得重点研究。

(4) 互花米草与其入侵的海滨湿地生态系统一样, 对全球环境的变化十分敏感, 通过研究来预测互花米草对全球变化(如海平面的上升和水体富营养化等)的响应(生长反应和分布区的变化), 将有助于认识植物入侵与全球变化相互作用的式样与机制。

(5) 互花米草入侵的控制和管理是一个国际性的难题, 目前尚无有效和环境友好的控制方法, 因此, 有关互花米草控制方面的研究具有重要意义。

参　考　文　献

Aberle B. 1990. The Biology, Control and Eradication of Introduced *Spartina* (Cordgrass) Worldwide and Recommendations for Its Control in Washington, Olympia, Washington. Reports to Washington State Department of Natural Resources, Olympia, Washington.

Adam P. 1990. Saltmarsh Ecology. Cambridge: Cambridge University Press.

Ainouche M L, Baumel A, Salmon A, Yannic G. 2004. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). New Phytologist 161: 165–172.

Alisauskas R T, Hobson K A. 1993. Determination of lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis. Journal of Wildlife Management 57: 49–54.

Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3: 52–66.

Anderson C E. 1974. A Review of Structure in Several North Carolina Salt Marsh Plants. New York: Academic Press.

Anttila C K, Daehler C C, Rank N E, Strong D R. 1998. Greater male fitness of a rare invader (*Spartina alterniflora*, Poaceae) threatens a common native (*Spartina foliosa*) with hybridization. American Journal of Botany 85: 1597–1601.

Asher R. 1990. *Spartina* introduction in New Zealand. In: Mumford T F, Peyton P, Sayce J R, Harbell S eds. *Spartina* Workshop Record. Washington Sea Grant Program, University of Washington. 23–24.

Ayres D R, Garcia-Rossi D, Davis H G, Strong D R. 1999. Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (Poaceae) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). Molecular Ecology 8: 1179–1186.

Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway R M, Vivanco J M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. Science 301: 1377–1380.

Balthuis D A, Scott B A. 1993. Effects of application of glyphosate on cordgrass, *Spartina alterniflora*, and adjacent native salt marsh vegetation in Padilla Bay, Washington. Washington State Department of Ecology, Padilla Bay National Estuarine Research Reserve Technical Report No. 7, Mount Vernon, Washington. 29.

Baumel A, Ainouche M L, Bayer R J, Ainouche A K, Misset M T. 2002. Molecular phylogeny of hybridizing species from the genus *Spartina* Schreb. (Poaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 22: 303–314.

Baumel A, Ainouche M L, Misset M T, Gourret J-P, Bayer R J. 2003. Genetic evidence for hybridization between the native *Spartina maritima* and the introduced *Spartina alterniflora* (Poaceae) in South-West France: *Spartina*×*neyrautii* re-examined. Plant Systematics and Evolution 237: 87–97.

Bertness M D. 1984. Ribbed mussels and *Spartina alterniflora* production in a New England salt marsh. Ecology 65: 1794–1807.

Bertness M D. 1991. Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh. Ecology 72: 138–148.

Bertness M D, Ewanchuk P J. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. Oecologia 132: 392–401.

Bertness M D, Shumway S W. 1992. Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. American Journal of Botany 79: 288–293.

Bertness M D, Wikler K, Chatkupt T. 1992. Flood tolerance and the distribution of *Iva frutescens* across New England salt marshes. Oecologia 91: 171–178.

Bradley P M, Morris J T. 1990. Influence of oxygen and sulfide concentration on nitrogen uptake kinetics in *Spartina alterniflora*. Ecology 71: 282–287.

Bradley P M, Morris J T. 1991. The influence of salinity on the kinetics of NH_4^+ uptake in *Spartina alterniflora*. Oecologia 85: 375–380.

Bradley P M, Morris J T. 1991. The relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel. Journal of Experimental Botany 42: 1525–1532.

Brewer J S. 2003. Nitrogen addition does not reduce belowground competition in a salt marsh clonal plant community in Mississippi (USA). Plant Ecology 168: 93–106.

Broome S W, Woodhouse W W J, Seneca E D. 1975. The relationship of mineral nutrients to growth of *Spartina alterniflora* in North Carolina. II. The effects of N, P, and Fe fertilizers. Soil Science Society of America Proceedings 39: 301–307.

Bruno J F. 2000. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. Ecology 81: 1179–1192.

California State Coastal Conservancy. 2000 [2005-7-13]. San Francisco Estuary Invasive *Spartina* Project. http://www.spartina.org.

Callaway J C, Josselyn M N. 1992. The introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in South San Francisco Bay. Estuaries 15: 218–226.

Callaway R M, Aschehoug E T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. Science 290: 521–523.

Campos J A, Herrera M, Biurrun I, Loidi J. 2004. The role of alien plants in the natural coastal vegetation in central-northern Spain. Biodiversity and Conservation 13: 2275–2293.

Carlson P R, Forrest J. 1982. Uptake of dissolved sulfide by *Spartina alterniflora*: Evidence from natural sulfur isotope abundance ratios. Science, New Series 216: 633–635.

Chambers R M, Mozdzer T J, Ambrose J C. 1998. Effects of salinity and sulfide on the distribution of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in a tidal saltmarsh. Aquatic Botany 62: 161–169.

Chapman V J. 1977. Introduction in Wet Coastal Ecosystems. New York: Elsevier. 1–27.

Chen H L, Li B, Hu J B, Chen J K, Wu J H. 2006. Benthic nematode communities in the Yangtze River estuary as influenced by *Spartina alterniflora* invasions. Marine Ecology-Progress Series (in press).

Chen J K (陈家宽). 2003. Comprehensive Surveys on Shanghai Jiuduansha Wetland Nature Reserve, the Yangtze River Estuary (上海九段沙湿地自然保护区科学考察集). Beijing: Science Press. 94–115.

Chen Z-Y (陈中义). 2004. Ecological Impacts of the Introduced *Spartina alterniflora* Invasions in the Coastal Ecosystems of Chongming Dongtan, the Yangtze River Estuary. Ph.D. Dissertation. Shanghai: Fudan University.

Chen Z-Y (陈中义), Li B (李博), Chen J-K (陈家宽). 2004. Ecological consequences and management of *Spartina* spp. invasions in coastal ecosystems. Biodiversity Science (生物多样性) 12: 280–289.

Chen Z Y, Li B, Zhong Y, Chen J K. 2004. Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. Hydrobiologia 528: 99–106.

Cheng X-L (程晓莉). 2005. The Impacts of *Spartina alterniflora* Invasion on Greenhouse Gas Emissions and Soil Carbon and Nitrogen Dynamics in Salt Marshes. Postdoctoral Research Report. Shanghai: Fudan University.

Cheng X L, Luo Y Q, Chen J Q, Lin G H, Chen J K, Li B. 2006. Short-term C_4 plant *Spartina alterniflora* invasions change the soil carbon in C_3 plant-dominated tidal wetlands on a growing estuarine island. Soil Biology and Biochemistry, doi:10.1016/j.soilbio.2006.05.016.

Cordell J R, Simenstad C A, Feist B, Fresh K L, Thom K M, Stouder D J. 1998. Ecological effects of *Spartina alterniflora* invasion of the Littoral flat community in Willapa Bay, Washington. Abstracts from the Eighth International Zebra Mussel and Other Nuisance Species Conference, Sacramento California.

Corkhill P. 1984. *Spartina* at Lindisfarne NNR and details of recent attempts to control its spread. In: Doody P ed. *Spartina anglica* in Great Britain. Focus on nature conservation No. 5, Nature Conservancy Council, Attingham. 60–63.

Costa C S B, Marangoni J C, Azevedo A M G. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. Journal of Ecology 91: 951–965.

Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neil R V, Paruelo J, Raskin R G, Sutton P, van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387: 253–260.

Crain C M, Silliman B R, Bertness S L, Bertness M D. 2004. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. Ecology 85: 2539–2549.

Crawford R M M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant-distribution. Advances in Ecological Research 23: 93–185.

Crooks J A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos 97: 153–166.

Currin C A, Pearl H W. 1998. Epiphytic nitrogen fixation associated with standing dead shoots of smooth cordgrass, *Spartina alterniflora*. Estuaries 21: 108–117.

Daehler C C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 183–211.

Daehler C C, Strong D R. 1994. Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay, California: The influence of herbivory, pollination, and establishment site. American Journal of Botany 81: 307–313.

Daehler C C, Strong D R. 1996. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in Pacific estuaries, USA. Biological Conservation 78: 51–58.

Daehler C C, Strong D R. 1997. Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*; Poaceae) and native California cordgrass (*S. foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. American Journal of Botany 84: 607–611.

Daehler C C, Strong D R. 1997. Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth. Oecologia 110: 99–108.

Davis H G, Taylor C M, Civille J C, Strong D R. 2004a. An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary. Journal of Ecology 92: 321–327.

Davis H G, Taylor C M, Lambrinos J G, Strong D R. 2004b. Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 101: 13804–13807.

Donnelly J P, Bertness M D. 2001. Rapid shoreward encroachment of salt marsh cordgrass in response to accelerated sea-level rise. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 98: 14218–14223.

Dumbauld B R, Peoples M, Holcomb L, Ratchford S. 1997. The potential influence of the aquatic weed *Spartina alterniflora* and control practices on clam resources in Willapa Bay, Washington. In: Patten K ed. Proceedings of the Second International *Spartina* Conference. Olympia, Washington: Washington State University. 51–57.

Ebasco Environmental. 1993. Noxious Emergent Plant Environmental Impact Statement. Element C—No Action: Efficacy and Impacts. Final Report, submitted to Washington State Department of Ecology, Olympia, Washington.

Edwards K R, Travis S E, Proffitt C E. 2005. Genetic effects of a large-scale *Spartina alterniflora* (smooth cordgrass) dieback and recovery in the northern Gulf of Mexico. Estuaries 28: 204–214.

Ehrenfeld J G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. Ecosystems 6: 503–523.

Emery N C, Ewanchuk P J, Bertness M D. 2001. Competition and salt-marsh plant zonation: Stress tolerators may be dominant competitors. Ecology 82: 2471–2485.

Ewanchuk P J, Bertness M D. 2004. The role of waterlogging in maintaining forb pannes in northern New England salt marshes. Ecology 85: 1568–1574.

Fang X. 2002. Reproductive Biology of Smooth Cordgrass (*Spartina alterniflora*). Master's dissertation. Baton Rouge, Louisiana, USA: Louisiana State University.

Fang J-Y (方精云). 2000. Global ecology: Climate change and ecological responses. Beijing: China Higher Education Press; Heidelberg: Springer-Verlag.

Fisher A J, DiTomaso J M, Gordon T R. 2005. Intraspecific groups of *Claviceps purpurea* associated with grass species in Willapa Bay, Washington, and the prospects for biological control of invasive *Spartina alterniflora*. Biological Control 34: 170–179.

Foin T C, Brenchley-Jackson J L. 1991. Simulation model evaluation of potential recovery of endangered light-footed clapper rail populations. Biological Conservation 58: 123–148.

Foret J D. 2001. Nutrient Limitation of Tidal Marshes on the Chenier Plain, Louisiana. Ph.D. Dissertation. Lafayette, Louisiana: University of Louisiana.

Foss S. 1992. *Spartina*: Threat to Washington's Saltwater Habitat. Olympia, Washington: Washington State Department of Agriculture Bulletin.

Frenkel R E. 1990. *Spartina* in Oregon. Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle.

Furbish C E, Albano M. 1994. Selective herbivory and plant community structure in a Mid-Atlantic saltmarsh. Ecology 75: 1015–1022.

Gallagher J L. 1975. Effect of an ammonium nitrate pulse on the growth and elemental composition of natural stands of *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus*. American Journal of Botany 62: 644–648.

Gallagher J L, Plumley F G. 1979. Underground biomass profiles and productivity in Atlantic coastal marshes. American Journal of Botany 66: 156–161.

Gallagher J L, Reimold R J, Linthurst R A, Pfeiffer W J. 1980. Aerial production, mortality, and mineral accumulation-export dynamics in *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus* plant stands in a Georgia salt marsh. Ecology 61: 303–312.

Gao H (高慧), Peng X-W (彭筱葳), Li B (李博), Wu Q-H (吴千红), Dong H-Q (董慧琴). 2006. The effects of invasive *Spartina alterniflora* on insect diversity in Jiuduansha wetlands, the Yangtze River Estuary. Biodiversity Science (生物多样性) 14: (in press).

Global Biodiversity Information Facility. [2005-7-13]. GBIF data. http://www.gbif.org.

Good R E, Good N F, Fransco B R. 1982. A review of primary production and decomposition dynamics of the belowground marsh component. In: Kennedy V S ed. Estuarine Comparisons. New York: Academic Press. 139–158.

Gosselink J G. 1970. Growth of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* as influenced by salinity and source of nitrogen. Coastal Studies Bulletin, Louisiana State University 5: 97–110.

Government of Canada. 2003 [2005-7-13]. Canadian Biodiversity Information Facility (CBIF). http://www.cbif.gc.ca.

Grevstad F S, Strong D R, Garcia-Rossi D, Switzer R W, Wecker M S. 2003. Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington using the planthopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results. Biological Control 27: 32–42.

Groom M J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. American Naturalist 151: 487–496.

Grosholz E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. Trends in Ecology and Evolution 17: 22–27.

Haines B L, Dunn E L. 1976. Growth and resource allocation responses of *Spartina alterniflora* Loisel. to three levels of NH_4^+-N, Fe, and NaCl in solution culture. Botanical Gazette 137: 224–230.

Hedge P, Kriwoken L K, Patten K. 2003. A review of *Spartina* management in Washington State, US. Journal of Aquatic Plant Management 41: 82–90.

Hierro J L, Callaway R M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. Plant and Soil 256: 29–39.

Howes B L, Dacey J W H, Goehringer D D. 1986. Factors controlling the growth form of *Spartina alterniflora*: feedbacks between above-ground production, sediment oxidation, nitrogen and salinity. Journal of Ecology 74: 881–898.

Hubbard J C E. 1965. *Spartina* marshes in southern England. VI. Pattern of invasion in Poole Harbour. Journal of Ecology 53: 799–813.

Hubbard J C E, Grimes B H, Marchant C J. 1978. Some observations on the ecology and taxonomy of *Spartina neyrautii* and *Spartina alterniflora* growing in France and Spain and comparison with *Spartina townsendii* and *Spartina anglica*. Documents Phytosociologiques 2: 273–282.

Huckle J M, Marrs R H, Potter J A. 2002. Interspecific and intraspecific interactions between salt marsh plants: integrating the effects of environmental factors and density on plant performance. Oikos 96: 307–319.

Jiang L-F (姜丽芬). 2005. Effects of Invasion of *Spartina alterniflora* on Production Processes of Ecosystems in Estuarine Wetlands of the Yangtze River, China: A Comparative Study of Invasive and Native Species. Postdoctoral Research Report. Shanghai: Fudan University.

Jiang F-X (蒋福兴), Lu B-X (陆宝树), Zhong C-X (仲崇信). 1985. Preliminary study on biological characteristics and nutrient components of three introduced *Spartina* spp. Journal of Nanjing University (Natural Science) (南京大学学报(自然科学专刊)) 40: 302–310.

Khan A G, Belik M. 1995. Occurrence and Ecological Significance of Mycorrhizal Symbiosis in Aquatic Plants. Berlin: Springer-Verlag.

Koretsky C, Meile C, Curry B, Haas J, Hunter K, van Cappellen P. 2000. The effect of colonization by *Spartina alterniflora* on pore water redox geochemistry at a saltmarsh on Sapelo Island, GA. Journal of

Conference Abstracts 5: 599.
Lacambra C, Cutts N, Allen J, Burd F, Elliott M. 2004. *Spartina anglica*: a review of its status, dynamics and management. Northminster House: English Nature.
Landin M C. 1991. Growth habits and other considerations of smooth cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel., Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle.
Lee R W, Kraus D W, Doeller J E. 1999. Oxidation of sulfide by *Spartina alterniflora* roots. Limnology and Oceanography 44: 1155–1159.
Leonard G H. 2000. Latitudinal variation in species interactions: A test in the New England rocky intertidal zone. Ecology 81: 1015–1030.
Lessmann J M, Mendelssohn I A, Hester M W, McKee K L. 1997. Population variation in growth response to flooding of three marsh grasses. Ecological Engineering 8: 31–47.
Levine J M, Brewer J S, Bertness M D. 1998. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. Journal of Ecology 86: 285–292.
Lewis M A, Weber D E. 2002. Effects of substrate salinity on early seedling survival and growth of *Scirpus robustus* Pursh and *Spartina alterniflora* Loisel. Ecotoxicology 11: 19–26.
Li B (李博), Chen J-K (陈家宽). 2002. Ecology of biological invasions: Achievements and challenges. World Science-Technology Research and Development 26: 26–36.
Li B (李博), Xu B-S (徐炳声), Chen J-K (陈家宽). 2001. Perspectives on general trends of plant invasions with references to alien weed flora of Shanghai. Biodiversity Science (生物多样性) 9: 446–457.
Liao C-Z (廖成章). The Effects of Invasive *Spartina alterniflora* on Carbon and Nitrogen Cycling in the Yangtze River Estuary. 2006. Ph.D. Dissertation. Shanghai: Fudan University.
Liu J (刘建), Du W-Q (杜文琴), Ma L-N (马丽娜), Huang S-F (黄素芳), Liu B (刘波). 2005. An effective weed-killer for control of *Spartina anglica* C. E. Hubb. Journal of Agro-Environment Science (农业环境科学学报) 24: 410–411.
Liu J-E (刘金娥), Qin P (钦佩), Zhou H-X (周虹霞), Xie M (谢民). 2004. Emergy analysis on an added loop in *Spartina alterniflora* ecological engineering. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报) 15: 673–677.
Lonsdale D J, Levinton J S. 1985. Latitudinal differentiation in copepod growth: An adaptation to temperature. Ecology 66: 1397–1407.
Luiting V T, Cordell J R, Olson A M, Charles A S. 1997. Does exotic *Spartina alterniflora* change benthic invertebrate assemblages? Olympia, Washington: Washington State University.
Lytle J S, Lytle T F. 1998. Atrazine effects on estuarine macrophytes *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus*. Environmental Toxicology and Chemistry 17: 1972–1978.
Mahal B E, Park R B. 1976. The ecotone between *Spartina foliosa* Trin. and *Salicornia virginica* L. in salt marshes of northern San Francisco Bay. II. Soil water and salinity. Journal of Ecology 64: 793–809.
Major W W, Grue C E, Grassley J M, Conquest L L. 2003. Mechanical and chemical control of smooth cordgrass in Willapa Bay, Washington. Journal of Aquatic Plant Management 41: 6–12.
Marchant C J. 1968. Evolution in *Spartina*. II. Chromosomes, basic relationships and problems of *S.*× *townsendii* Agg. Botanical Journal of the Linnean Society 60: 381–409.
Marchant C J. 1970. Evolution of *Spartina* (Gramineae), IV. The cytology of *S. alterniflora* Loisel in North America. Botanical Journal of the Linnean Society 63: 321–326.
Marchant C J. 1977. Hybrid characteristics of *Spartina*×*neyrautii* Fouc., a taxon rediscovered in northern Spain. Botanical Journal of the Linnean Society 74: 289–296.
McHugh J M, Dighton J. 2004. Influence of mycorrhizal, inoculation, inundation period, salinity, and phosphorus availability on the growth of two salt marsh grasses, *Spartina alterniflora* Lois. and *Spartina cynosuroides* (L.) Roth., in nursery systems. Restoration Ecology 12: 533–545.
Mckinney M L, Lockwood J L. 1999. Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution 14: 451–453.
Mendelssohn I A, Mckee K L. 1988. *Spartina alterniflora* die-back in Louisiana-time-course investigation of soil waterlogging effects. Journal of Ecology 76: 509–521.
Mendelssohn I A, McKee K L, Patrick J W H. 1981. Oxygen deficiency in *Spartina alterniflora* roots: metabolic adaptation to anoxia. Science 214: 439–441.
Mendelssohn I A, Postek M T. 1982. Elemental analysis of deposits on the roots of *Spartina alterniflora* Loisel. American Journal of Botany 22: 904–912.
Metcalfe W S, Ellison A M, Bertness M D. 1986. Survivorship and spatial development of *Spartina*

alterniflora Loisel. (Gramineae) seedlings in a New England salt marsh. Annals of Botany 58: 249–258.

Mobberley D G. 1956. Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. Iowa State College Journal of Science 30: 471–574.

Moisander P H, Piehler M F, Paerl H W. 2005. Diversity and activity of epiphytic nitrogen-fixers on standing dead stems of the salt marsh grass *Spartina alterniflora*. Aquatic Microbial Ecology 39: 271–279.

Mooney H A, Cleland E E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. Proceedings of National Academy of Sciences, USA 98: 5446–5451.

Morris J T. 1980. The nitrogen uptake kinetics of *Spartina alterniflora* in culture. Ecology 61: 1114–1121.

Naidoo G, Mckee K L, Mendelssohn I A. 1992. Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *S. patens* (Poaceae). American Journal of Botany 79: 765–770.

O'Brien D L, Freshwater D W. 1999. Genetic diversity within tall form *Spartina alterniflora* Loisel. along the Atlantic and Gulf coasts of the United States. Wetlands 19: 352–358.

Parnell D R. 1977. Chromosome numbers in growth forms of *Spartina foliosa* Trin. In: Appendix D ed. Dredge Disposal Study, San Francisco Bay and Estuary. San Francisco: US. Army Engineer District. 128–131.

Partridge T R. 1987. *Spartina* in New Zealand. New Zealand Journal of Botany 25: 567–575.

Patrick W H, Delaune R D. 1976. Nitrogen and phosphorus utilization by *Spartina alterniflora* in a salt marsh in Barataria Bay, Louisiana. Estuarine and Coastal Marine Science 4: 59–64.

Paveglio F L, Kilbride K M, Grue C E, Simenstad C A, Fresh K L. 1996. Use of Rodeo (R) and X-77 (R) spreader to control smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in a southwestern Washington estuary.1. Environmental fate. Environmental Toxicology and Chemistry 15: 961–968.

Pennings S C, Callaway R M. 1992. Salt-marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. Ecology 73: 681–690.

Pennings S C, Moore D J. 2001. Zonation of shrubs in western Atlantic salt marshes. Oecologia 126: 587–594.

Pennings S C, Selig E R, Houser L T, Bertness M D. 2003. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. Ecology 84: 1527–1538.

Pennings S C, Silliman B R. 2005. Linking biogeography and community ecology: Latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. Ecology 86: 2310–2319.

Pennings S C, Siska E L, Bertness M D. 2001. Latitudinal differences in plant palatability in Atlantic coast salt marshes. Ecology 82: 1344–1359.

Perkins E J, Streever W J, Davis E, Fredrickson H L. 2002. Development of amplified fragment length polymorphism markers for *Spartina alterniflora*. Aquatic Botany 74: 85–95.

Pfauth M, Sytsma M, Isaacson D. 2003. Oregon *Spartina* Response Plan. Oregon: Oregon Department of Agriculture.

Phleger C F. 1971. Effect of salinity on growth of a salt marsh grass. Ecology 52: 908–911.

Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. Bioscience 50: 53–65.

Qin P (钦佩), Jing M-D (经美德), Xie M (谢民). 1985. The comparison of three ecotypes of *Spartina alterniflora* in coastal marshes of Luoyuanwan, Fujian Province. Journal of Nanjing University (Natural Science) (南京大学学报(自然科学专刊)) 40: 226–236.

Reimold R J. 1972. The movement of phosphorus through the salt marsh cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel. Limnology and Oceanography 17: 606–611.

Riggs S R. 1992. Distribution of *Spartina alterniflora* in Padilla Bay, Washington, in 1991. Padilla Bay National Estuarine Research Reserve Technical Report 3, Washington State Department of Ecology, Mount Vernon, Washington.

Sakai A K, Allendorf F W, Holt J S, Lodge D M, Molofsky J, With K A, Baughman S, Cabin R J, Cohen J E, Ellstrand N C, McCauley D E, O'Neil P, Parker I M, Thompson J N, Weller S G. 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 305–332.

Sala O, Chapin F, Armesto J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L, Jackson R, Kinzig A, Leemans R, Lodge D, Mooney H, Oesterheld M, Poff N, Sykes M, Walker B, Walker M, Wall D. 2000. Biodiversity—Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770–1774.

Salgado C S, Pennings S C. 2005. Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: Are differences constitutive? Ecology 86: 1571–1579.

Sanchez J M, Otero X L, Izco J. 1998. Relationships between vegetation and environmental characteristics in a salt-marsh system on the coast of Northwest Spain. Plant Ecology 136: 1–8.

Sayce K. 1988. Introduced cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel., in salt marshes and tidelands of Willapa

Bay, Washington. Ilwaca, Washington: Willapa National Wildlife Refuge Report.
Sayce K, Mumford T F. 1990. Identifying the *Spartina* species. In: Mumford T F, Peyton P, Sayce J R, Harbells S eds. *Spartina* Workshop Record. Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle. 9–14.
Scheffer T H. 1945. The introduction of *Spartina alterniflora* to Washington with oyster culture. Leaflets of Western Botany 4: 163–164.
Scholten M, Rozema J. 1990. The competitive ability of *Spartina anglica* on Dutch salt marshes. In: Benham P E M ed. *Spartina anglica*: a Research Review. London: Natural Environmental Research Council. 39–47.
Schubauer J P, Hopkinson C S. 1984. Above and belowground emergent macrophyte production and turnover in a coastal marsh ecosystem, Georgia. Limnology and Oceanography 29: 1052–1065.
Shea M L, Warren R S, Niering W A. 1975. Biochemical and transplantation studies of the growth form of *Spartina alterniflora* on Connecticut salt marshes. Ecology 56: 461–466.
Shen Y-M (沈永明), Liu Y-M (刘咏梅), Chen Q-Z (陈全站). 2002. Analysis of the expanding process of the *Spartina alterniflora* Loisel. salt marsh on Jiangsu Province coast by remote sensing. Journal of Plant Resources and Environment (植物资源与环境学报) 11: 33–38.
Silliman B R, Layman C A, Geyer K, Zieman J C. 2004. Predation by the black-clawed mud crab, *Panopeus herbstii*, in Mid-Atlantic salt marshes: Further evidence for top-down control of marsh grass production. Estuaries 27: 188–196.
Silliman B R, Zieman J C. 2001. Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. Ecology 82: 2830–2845.
Silvestri S, Defina A, Marani M. 2005. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. Estuarine, Coastal and Shelf Science 62: 119–130.
Simenstad C A, Thom R M. 1995. *Spartina alterniflora* (smooth cordgrass) as an invasive halophyte in Pacific Northwest estuaries. Hortus Northwest 6: 9–12, 38–40.
Siska E L, Pennings S C, Buck T L, Hanisak M D. 2002. Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: Which traits are responsible? Ecology 83: 3369–3381.
Smart R M. 1982. Distribution and Environmental Control of Productivity and Growth Form of *Spartina alterniflora* (Loisel.). In: Sen D N, Rajpurohit K S eds. Tasks for Vegetation Science. The Hague: Dr W. Junk Publishers. 2: 127–142.
Smart R M, Barko J W. 1980. Nitrogen nutrition and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. Ecology 61: 630–638.
Somers G F, Grant D. 1981. Influence of seed source upon phenology of flowering of *Spartina alterniflora* Loisel. and the likelihood of cross pollination. American Journal of Botany 68: 6–9.
Spicher D, Josselyn M. 1985. *Spartina* (Gramineae) in northern California: distribution and taxonomic notes. Madroño 32: 158–167.
Stiller J W, Denton A L. 1995. 100 years of *Spartina alterniflora* (Poaceae) in Willapa Bay, Washington: random amplified polymorphic DNA analysis of an invasive population. Molecular Ecology 4: 355–363.
Tang T-G (唐廷贵), Zhang W-J (张万均). 2003. A discussion of ecological engineering benefits of *Spartina* spp. and its ecological invasion. Engineering Science (中国工程科学) 5: 15–20.
Taylor C M, Davis H G, Civille J C, Grevstad F S, Hastings A. 2004. Consequences of an Allee effect in the invasion of a pacific estuary by *Spartina alterniflora*. Ecology 85: 3254–3266.
The New York Botanical Garden. [2005-7-13]. Virtual Herbarium. http://www.nybg.org.
Travis S E, Proffitt C E, Lowenfeld R C, Mitchell T W. 2002. A comparative assessment of genetic diversity among differently-aged populations of *Spartina alterniflora* on restored versus natural wetlands. Restoration Ecology 10: 37–42.
Turner M G. 1988. Multiple disturbances in a *Spartina alterniflora* salt marsh: Are they additive? Bulletin of the Torrey Botanical Club 115: 196–202.
Tyler A C, Mastronicola T A, McGlathery K J. 2003. Nitrogen fixation and nitrogen limitation of primary production along a natural marsh chronosequence. Oecologia 136: 431–438.
Ungar I A. 1991. Ecophysiology of Vascular Halophytes. Boca Raton: CRC Press.
USDA Natural Resources Conservation Service. [2005-7-13]. Plants Database. http://plants.usda.gov.
Valiela I, Teal J M. 1974. Nutrient Limitation in Salt Marsh Vegetation. New York: Academic Press.
Valiela I, Teal J M, Deuser W G. 1978. The nature of growth forms in the salt marsh grass *Spartina alterniflora*. The American Naturalist 112: 461–470.
Vitousek P M, D’Antonio C M, Loope L L, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental

change. American Scientist 84: 218–228.

Vitousek P M, Dantonio C M, Loope L L, Rejmanek M, Westbrooks R. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology 21: 1–16.

Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, Melillo J M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. Science 277: 494–499.

Wang M (王蒙). 2006. Community Structure and Diversity of Rhizosphere Bacteria in Three Salt Marsh Plants in Jiuduansha, the Yangtze River Estuary. Ph.D. Dissertation. Shanghai: Fudan University.

Wang Q (王卿). 2006. Ecological Mechanism of Successful Invasions of *Spartina alterniflora* in the Yangtze River Estuary. Ph.D. Dissertation. Shanghai: Fudan University.

Wang Q, Wang C H, Zhao B, Ma Z J, Luo Y Q, Chen J K, Li B. 2006. Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: implications for invasibility of habitats. Biological Invasions, doi:10.1007/s10530-005-5846-x.

Wang Z-C (王智晨), Zhang Y-M (张亦默), Pan X-Y (潘晓云), Ma Z-J (马志军), Chen J-K (陈家宽), Li B (李博). 2006. Effects of winter burning and cutting on aboveground growth and reproduction of *Spartina alterniflora*: a field experiment at Chongming Dongtan, Shanghai. Biodiversity Science (生物多样性) 14: 275–283.

Weber E, Schmid B. 1998. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. American Journal of Botany 85: 1110–1828.

Welsh D T. 2000. Nitrogen fixation in seagrass meadows: Regulation, plant-bacteria interactions and significance to primary productivity. Ecology Letters 3: 58–71.

Wiggins J, Binney E. 1987. A baseline study of the distribution of *Spartina alterniflora* in Padilla Bay. Report to Washington State Department of Ecology, Padilla Bay National Estuarine Research Reserve. Padilla Bay National Estuarine Research Reserve Reprint Series No. 7, 1990. 28.

Wijnen H J V, Bakker J P. 1999. Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: the implications for vegetation succession. Journal of Ecology 87: 265–272.

Wijte A, Gallagher J L. 1996. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants. 2. Early seedling development advantage of *Spartina alterniflora* over *Phragmites australis* (Poaceae). American Journal of Botany 83: 1343–1350.

Wu J. 1997. Halophyte Salt Tolerance Mechanisms: An Investigation of the Role of Plasma Membrane Lipid Composition and Proton-ATPase Salinity Responses of *Spartina* species. Ph.D. Dissertation. Lewes, Delaware: University of Delaware.

Wu J H, Fu C Z, Chen S S, Chen J K. 2002. Soil faunal response to land use: effect of estuarine tideland reclamation on nematode communities. Applied Soil Ecology 21: 131–147.

Xu B-S (徐炳声). 1998. Flora of Shanghai (上海植物志). Shanghai: Science and Technology Literature Publishing House.

Xu G-W (徐国万), Zhuo R-Z (卓荣宗). 1985. Preliminary studies of introduced *Spartina alterniflora* Loisel. in China. Journal of Nanjing University (Natural Science) (南京大学学报(自然科学专刊)) 40: 212–225.

Zhang S-T (张晟途), Qin P (钦佩), Xie M (谢民). 1999. Accumulation dynamic analysis of total flavonoids of *Spartina alterniflora* in different estuaries. Acta Ecologica Sinica (生态学报) 19: 587–590.